SHOUT
SHARE
IT

3
590.543
39897
Nat. Mus.
1049
3

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Göttingen

SMITHSONIAN LIBRARY

Siebenundachtzigster Band

Mit 35 Tafeln und 52 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1907

SMITHSONIAN NATIONAL MUSEUM
199939

SMITHSONIAN
LIBRARY

590.543
Z47

Inhalt des siebenundachtzigsten Bandes.

Erstes und zweites Heft.

Ausgegeben den 25. Juni 1907.

Seite

A. Goette, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen. (Mit Taf. I—XVIII.) 1

Drittes Heft.

Ausgegeben den 16. Juli 1907.

Anton Köhler, Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. (Mit Taf. XIX—XX.) 337

H. Micoletzky, Zur Kenntnis des Nerven- und Excretionssystems einiger Süßwassertricladen nebst andern Beiträgen zur Anatomie von Planaria alpina. (Mit Taf. XXI—XXIII.) 382

Bernhard Dürken, Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. (Mit Taf. XXIV bis XXVI u. 30 Fig. im Text.) 435

Viertes Heft.

Ausgegeben den 17. September 1907.

August Schuberg, Untersuchungen über Zellverbindungen. II. Teil. (Mit Taf. XXVII—XXX u. einer Fig. im Text.) 551

Ernst Elsler, Deckel und Brutpflege bei Spirorbis. (Mit Taf. XXXI u. 13 Fig. im Text.) 603

William Dawson Henderson, Zur Kenntnis der Spermatogenese von Dytiscus marginalis L., nebst einigen Bemerkungen über den Nucleolus. (Mit Taf. XXXII, XXXIII u. 5 Fig. im Text.) 644

C. v. Janicki, Über die Embryonalentwicklung von Taenia serrata Goeze. (Mit Taf. XXXIV, XXXV u. 3 Fig. im Text.) 683

86

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Göttingen

87

Siebenundachtzigster Band

Erstes und zweites Heft

Mit 18 Tafeln

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1907

Ausgegeben den 25. Juni 1907

Smithsonian Institution
JUL 20 1907
199939

Inhalt

Seite
A. Goette, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen. (Mit Taf. I—XVIII.) 1

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung	Der Herausgeber
Wilhelm Engelmann.	**Ernst Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig**

Soeben ist erschienen:

Das
Kausalitätsprinzip der Biologie
von
Dr. med. **Friedr. Strecker**
Privatdozent in der Anatomie und Biologie
und
I. Assistent am Kgl. anatomischen Institut der Universität Breslau

VIII. u. 153 S. 8. Geheftet M. 3.—

Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen.

Von

A. Goette

(Straßburg).

Mit Tafel I—XVIII.

Inhaltsverzeichnis.

I. Beschreibender Teil.

Athecata.

Seite

1. *Podocoryne carnea* 5
    A. Die Entwicklung der Medusen 6
    B. Die Entstehung und Wanderung der Eizellen 20
    C. Die Entstehung der Hoden 33
2. *Syncoryne sarsi* 35
3. *Bougainvillea fruticosa* 39
4. *Dendroclava dohrni* 42
5. *Perigonimus repens* (?) 45
6. *Pennaria cavolinii* 46
7. *Tubularia mesembryanthemum* 51
8. *Corydendrium parasiticum* 58
9. *Eudendrium racemosum* und *E. rameum* 62
10. *Dicoryne conferta* 66
11. *Hydractinia echinata* 69
12. *Clava multicornis* 78
13. *Coryne pusilla* 90
14. *Cordylophora lacustris* 96

Thecaphora.

15. *Sertularia argentea* 111
16. *Diphasia fallax* und *D. rosacea* 128
17. *Sertularella polyzonias* 135
18. *Plumularia echinulata* 144
19. - *frutescens* 150
20. - *setacea* 151
    Aglaophenia 157
21. - *myriophyllum* 158
22. - *helleri* 164
23. - *pluma* 165

Seite
24. *Antennularia ramosa* 166
Überblick über die Entwicklung der Gonangien der Sertulariden und Plumulariden 170
25. *Halecium tenellum* var. *mediterranea* 171
26. *Campanularia verticillata* 179
27. - *hincksi* 189
28. - *calcyculata* 193
29. - *flexuosa* 204
30. *Gonothyraea loveni* 210
31. *Obelia geniculata, O. dichotoma* und *O. longissima* 229
32. *Clytia johnstoni* 245

II. Vergleichender Teil.

1. Die bisher gültige Auffassung über den phyletischen Zusammenhang der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen 249
   A. Der Ursprung der sessilen Keimträger 250
   B. Der Ursprung der Hydromedusen 260
2. Ergebnisse der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen 263
   Die Hydromedusen 263
   Die sessilen Keimträger der Thecaphora 267
   Die sessilen Keimträger der Athecata 278
   Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Athecata und der Thecaphora 283
3. Die Hypothese von der Keimstätte-Verschiebung 292
Literatur-Verzeichnis 308
Erklärung der Abbildungen 311
Sachregister 331

I. Beschreibender Teil.

Die erste genauere Darstellung von der Entwicklung der an Hydropolypen knospenden Medusen stammt bekanntlich von L. Agassiz (Nr. 1)[1] und betrifft vor allem *Syncoryne* (*Coryne* Ag.) *mirabilis* (a. a. O. S. 190). Dort zeigt sich die jüngste Medusenknospe als eine kleine einfache Ausstülpung beider Körperschichten des Polypen; alsdann verdicke sich das Ectoderm am Scheitel der Knospe nach innen zu und stülpe dadurch den Entodermschlauch so ein, daß er die Form eines doppelwandigen Bechers (primäre Entodermlamelle Weismann) annehme, dessen Höhlung durch den Ectodermpfropf (Glockenkern, WEISMANN) ausgefüllt werde. Die zwei Blätter des entodermalen Bechers verschmölzen alsdann in vier interradialen Streifen (sekundäre Entodermlamelle, WEISMANN) und blieben zwischen diesen, also radial getrennt, woraus die vier Radialkanäle hervorgingen, die folglich von Anfang an durch die sekundäre Entodermlamelle verbunden wären.

---

[1] Ältere Angaben über diesen Gegenstand, wie z. B. diejenigen von Gegenbaur (Nr. 22), übergehe ich hier deshalb, weil sie offenbar weniger aus einer wirklichen Beobachtung der Entwicklungsvorgänge als aus der Kenntnis vom Bau der fertigen Medusen entstammten.

Die distalen Enden der Kanäle entsendeten innerhalb des soliden Becherrandes hohle Fortsätze gegeneinander, die sich verbinden und so den Ringkanal herstellten. Der proximale Teil der Entodermhöhle zwischen den Wurzeln der Radialkanäle und dem sich verschmächtigenden Stiel der Knospe werde zum Magen der Meduse; er stülpe sich in der Achse der Knospe in den Ectodermpfropf (Glockenkern) aus und bilde dadurch den Spadix, die entodermale Auskleidung des künftigen Manubrium. Anderseits höhle sich der Ectodermpfropf in der Weise aus, daß seine Masse zum epithelialen Überzug der Innenfläche des Entodermbechers und des Spadix werde. Der Durchbruch des Mundes an der Spitze des Manubrium, die Eröffnung der Glockenhöhle innerhalb des Glockenrandes und die über den Radialkanälen entstehenden Tentakel vervollständigen den morphologischen Aufbau der Meduse, die sich zuletzt vom Polypen ablöst.

Dieser von L. AGASSIZ vornehmlich bei *Syncoryne mirabilis*, ferner aber auch bei *Hybocodon prolifer*, einer Tubularie, bei *Corymorpha*, *Bougainvillea*, *Obelia* usw. festgestellte Entwicklungsgang der Medusenknospen wurde seither beinahe ausnahmslos bestätigt, namentlich von CLAUS, HERTWIG, BÖHM, CIAMICIAN, HAMANN, WEISMANN, V. LENDENFELD, CHUN, CERFONTAINE, DENDY. Abweichende Angaben von geringerer Bedeutung werden in der speziellen Untersuchung zur Sprache kommen; dagegen sind schon hier zwei Darstellungen hervorzuheben, die in bestimmten Gegensatz zu AGASSIZ treten. Nach ALLMAN (Nr. 3, S. 76—78) gibt es bei der Medusenbildung von *Corymorpha* weder eine Entodermlamelle noch einen eigentlichen Glockenkern. Vielmehr wüchsen rund um den Scheitel der Knospe in gleichen Abständen vier cylindrische, aus Entoderm und Ectoderm bestehende hohle Fortsätze in die Höhe; gleichzeitig spalte sich vom Ectoderm jenes Scheitels eine innere Schicht ab und senke sich einwärts zwischen die Fortsätze ein, während das äußere Knospenectoderm zwischen ihnen in die Höhe wachse. Die vier Fortsätze seien die Radialkanäle, die eben bezeichnete, sie verbindende Duplikatur des Ectoderms die Umbrella, deren Höhlung zunächst noch von dem oberflächlichen Scheitelectoderm verschlossen wird. Am Boden dieser Glockenhöhle stülpt sich das Manubrium hervor, und die angeschwollenen Enden der Radialkanäle verbinden sich zum Ringkanal.

Die zweite abweichende Darstellung stammt von Fr. E. Schulze (Nr. 62). Er gibt freilich an, daß er die Medusenknospung von *Syncoryne sarsi* (vielleicht identisch mit *Syncoryne mirabilis* Ag.) wesentlich ebenso verlaufen sah wie Agassiz; indessen nähert er sich doch in manchen Punkten ganz entschieden der Anschauung Allmans. Auch nach Schulze beginnt die Medusenbildung damit, daß ein solider Glockenkern nach innen einwächst und dadurch das Entoderm zu einem doppelwandigen Becher eingestülpt wird. Die Radialkanäle sollen dagegen nicht durch Verwachsungsstreifen dieses Bechers entstehen, sondern von seinem Rande getrennt aufwachsen. Schulze vermißt ferner durchaus eine die Kanäle verbindende Entodermlamelle. Man kann daher sagen, daß er die beiden gegensätzlichen Anschauungen von Agassiz und Allman über die Entwicklung der Hydromedusen bis zu einem gewissen Grade vereinigte, während eine vollständige, wenngleich nicht als solche bezeichnete Wiederholung der Allmanschen Darstellung sich nur bei de Varenne findet. — Seit jener Zeit (1882) ist die Anschauung von Agassiz, Claus, Hertwig usw. nicht mehr bezweifelt worden und die herrschende geblieben.

Untersuchungen, die ich über denselben Gegenstand im Jahre 1903 anstellte, lieferten mir nun das einigermaßen überraschende Ergebnis, daß die Darstellung von Agassiz, trotz ihrer vielfältigen Bestätigung in mehreren nicht unwichtigen Punkten unrichtig ist, daß aber anderseits auch Allmans entgegengesetzte Angaben nur wenig korrekter sind. Die bezüglichen, zuerst bei *Podocoryne carnea* gewonnenen Befunde konnte ich später an mehreren andern medusenbildenden Athecata bestätigen und sicherstellen. Dies mußte aber notwendig auch die Vorstellungen über die Beziehungen der Hydromedusen zu den Gonophoren und über den Ursprung aller dieser Geschlechtsindividuen beeinflussen, wodurch ich veranlaßt wurde, auch die verschiedenen Gonophoren einer Untersuchung zu unterwerfen, die sich zuletzt auf eine recht ansehnliche Zahl von Gattungen und Arten erstreckte.

Meine Beobachtungen stellte ich mit wenigen Ausnahmen an konserviertem Material und an wirklichen, nicht bloß optischen Durchschnitten an; und wenn es mir dabei gelang, manche Irrtümer meiner Vorgänger zu vermeiden, so verdanke ich es größtenteils dem Umstande, daß ich die Durchschnitte auch an den jüngsten Knospen in jeder Richtung ausführte.

Athecata.

1. Podocoryne carnea (Taf. I—III).

Diese Art ist schon häufig zum Studium der Medusenentwicklung benutzt worden. Der erste Beobachter, GROBBEN, machte über die Entwicklung der Medusen von *Podocoryne carnea* nur kurze Bemerkungen (Nr. 34, S. 20—22), die in Ermangelung erläuternder Abbildungen nicht immer ganz klar sind. An der bereits gestielten Knospe »bildet sich an dem von dem Polypen abgekehrten Pole eine Verdickung des Ectoderms, welche gegen das Entoderm hineinwuchert. Dies geschieht jedoch nicht in Form eines einfachen Kegels, sondern eines solchen mit interradiären Randausstülpungen (auf die ausgebildete Meduse bezogen), so daß dadurch das Entoderm in vier voneinander getrennte Taschen geteilt wird. Diese Taschen sind die späteren Radiärgefäße«. Gleichzeitig wachse der Spadix in den »Knospenkern« (Glockenkern) vor, worauf dieser sich aushöhle, und seine Wände das ectodermale Epithel der Subumbrella und des Manubrium bilden.

Da der Spadix unsrer Meduse verhältnismäßig spät erscheint, und auch die Einkeilung der Kanten des Glockenkerns zwischen die Radialschläuche eine spätere Erscheinung ist, so bezieht sich die Beschreibung GROBBENS auf eine bereits ziemlich vorgeschrittene Entwicklungsstufe; und indem er aus solchen Befunden schloß, daß der Glockenkern mit seinen vier Kanten das ihn umgebende Entoderm in vier Taschen teile, so setzte er, auch ohne es auszusprechen, notwendig voraus, daß dasselbe anfangs eine im ganzen Umkreise des Glockenkerns zusammenhängende doppelte Schicht bildete. — Ohne die Arbeit von AGASSIZ anzuführen, schloß er sich also offenbar dessen Ansicht von der Existenz eines doppelwandigen Entodermbechers an, und nicht derjenigen SCHULZES, den er ausdrücklich zu bestätigen meint. Über eine sekundäre Entodermlamelle erfahren wir von GROBBEN nichts.

Bald darauf erklärte GROBBENS Lehrer CLAUS, daß für *Podocoryne* nicht die SCHULZEsche, sondern die AGASSIZsche Darstellung durchaus zutreffe: der durch den Glockenkern hervorgerufene zweischichtige Entodermbecher werde durch vier interradiale Verwachsungsstreifen in die vier Radialkanäle und die sie verbindende (sekundäre) Entodermlamelle gesondert; sekundäre Fortsätze der Radialkanäle im Rande der Entodermlamelle bildeten alsdann den Ringkanal (Nr. 16, S. 29ff., vgl. Nr. 17). — Ebenso lauten die Angaben WEISMANNS (Nr. 70, S. 68), der noch hinzufügt, daß die interradialen Abschnitte der sekundären

Entodermlamelle anfangs so schmal seien, daß die Radialkanäle beinahe zusammenfließen. BUNTING (Nr. 10) bestätigte WEISMANN.

Endlich hat auch DE VARENNE Mitteilungen über die Entwicklung von *Podocoryne* gemacht (Nr. 67, S. 651—656), die, wie schon bemerkt, sich wesentlich an die Darstellung von ALLMAN anschließen. Während das Entoderm am Scheitel der Knospe sich vom Ectoderm ablöse und nach innen einbuchte, erhöben sich vom Rande dieser Einbuchtung die vier Radialkanäle, die also einwärts an einen leeren Raum grenzten; erst später folge das Scheitelectoderm der Entodermeinsenkung und kleide die Glockenhöhle aus, indem es zugleich zwischen den Radialkanälen mit dem Außenectoderm verklebe (a. a. O. S. 676). Von einer sekundären Entodermlamelle spricht DE VARENNE so wenig wie von einem Glockenkerne und erläutert seine Angaben nur durch Abbildungen einiger optischen Durchschnitte, die der Wirklichkeit wenig entsprechen.

A. Die Entwicklung der Medusen.

Nach meinen Beobachtungen unterscheiden sich die Träger der Medusenknospen von *Podocoryne carnea*, die sogenannten Blastostyle, im ganzen wenig von den normalen sterilen Hydranthen, und zwar um so weniger, je später die Knospung begann. Ihre bedeutsamste Abänderung, die eben nur bei starken Individuen fehlt, die erst ein bis zwei junge Knospen tragen, besteht in der, in eine gürtelförmige Kante auslaufenden Erweiterung des Stammes im Bereich der Knospungszone. An dieser Kante oder dicht darunter entspringen die Knospen, anfangs zwei einander gegenüber, dann kreuzweise dazu zwei andre, worauf die Zwischenräume zwischen ihnen mit neuen Knospen ausgefüllt werden, bis ein vollständiger, ein- bis zweizeiliger Kranz von solchen vorliegt. Seltener finden sich in Abwesenheit der beschriebenen Kante mehrere auseinanderstehende Kränze von Knospen (Fig. 1).

Da die männlichen und die weiblichen Knospen in ihrer Entwicklung bis auf die später besonders zu beschreibenden Keimzellen keine Verschiedenheiten zeigen, beschränke ich mich in der folgenden Darstellung aus äußeren Gründen auf die weiblichen Knospen.

1) Die jüngsten Knospen sind warzenförmige oder flach kegelförmige Ausbuchtungen beider Körperschichten des Blastostyls, an denen jedoch schon gewisse gewebliche Veränderungen kenntlich sind (Fig. 1, 6, 7). Am Scheitel der Knospe zeigt sich eine rege Zellvermehrung, die in einer Zusammendrängung und Übereinanderlagerung der

Zellen ihren Ausdruck findet. Dazu gesellt sich eine Verdichtung des Protoplasma derselben Zellen, so daß namentlich die Kuppe des Entoderms wie ein dunkler, gegen das übrige Epithel oft scharf begrenzter Pfropf aussieht. Von diesen Erscheinungen eines stärkeren Wachstums im Scheitelabschnitt der Knospe verliert sich die Anhäufung der Zellen allmählich, so daß beide Körperschichten wieder aus einer einfachen Zellenlage bestehen; doch bleibt jener Abschnitt auch weiterhin etwas dunkler als die proximalen Abschnitte und zeigt auch darin ein Übergewicht des Wachstums, daß schon an den fingerförmig gestreckten Knospen das freie Ende etwas anschwillt (Fig. 8, 10).

Bis zu diesem Zeitpunkt ist die Hohlknospe rein cylindrisch. Sobald sie aber in der Seitenansicht oder in Längsdurchschnitten jene terminale Anschwellung deutlich erkennen läßt, ist auch der Querdurchschnitt der Lichtung in der distalen Hälfte abgeändert: aus einem kreisförmigen oder ovalen ist er ein dreizipfeliger und zuletzt ein regelmäßig vierzipfeliger geworden, indem das Entoderm zwischen den Zipfeln mit vier längsverlaufenden Wülsten nach innen vorspringt (Fig. 14, 22), die meist wie die Täniolen der Hydranthen aus einer entsprechenden Verlängerung der Entodermzellen hervorgehen. Diese Täniolen der Medusenknospen beginnen ungefähr in der Mitte der Länge der letzteren und durchziehen deren distale Hälfte bis zum Scheitel; die von ihnen eingefaßten Magenrinnen endigen folglich ebendort in vier Ecken oder Zipfeln, die kreuzweise um die etwas nach innen vorgewölbte Decke des Entodermschlauchs liegen. Dies alles ist bereits nachweisbar, bevor am Knospenscheitel andre Veränderungen Platz gegriffen haben, wie aus den Fig. 10—12 hervorgeht, wo die Kuppe des Entoderms nach außen noch konvex erscheint. Der mittlere Längsdurchschnitt (Fig. 11) traf zwei einander gegenüberliegende Rinnen und ihre Endzipfel, die auf dem vorausgehenden und dem folgenden Schnitt verschwunden und je durch eine mittlere Rinne ersetzt sind (Fig. 10, 12). Daß es sich dabei wirklich um getrennte Entodermzipfel handelt, beweisen solche Durchschnitte ganz gleicher Knospen, die zwei nebeneinanderliegende Zipfel tangential trafen (Fig. 13); da sieht man nicht nur deren Lichtungen deutlich voneinander getrennt, sondern es zeigt sich über ihnen sogar eine schwache Einkerbung der Außenfläche des Entoderms zwischen beiden Zipfeln.

2) Erst nach diesen vorbereitenden Vorgängen beginnt am Scheitel der Knospe die so oft beschriebene Entwicklung des Glockenkerns, der die Anlage der künftigen Subumbrella enthält und ferner die Entstehung der ihn umschließenden Entodermteile, der Radialkanäle und

der sie verbindenden sekundären Entodermlamelle hervorrufen sollte. — Der Glockenkern beginnt als eine centrale Verdickung des Scheitelectoderms, das, nachdem es zweischichtig geworden, zunächst ganz flach gewölbt nach innen vorspringt (Fig. 16). Unter dieser Vorwölbung ist die breiter und dünner gewordene Entodermkuppe entsprechend eingesenkt und wird in einem passenden (radialen) Längsdurchschnitt seitlich von zweien der schon erwähnten hohlen Zipfel begrenzt. Im übrigen ist die Knospe unverändert geblieben.

Einen weiteren Fortschritt zeigt die Durchschnittsserie Fig. 17—19 besonders deutlich. Die tiefere Schicht des Scheitelectoderms ist ansehnlich gewachsen und hat sich so zusammengezogen, daß sie halbkugelig gegen das Entoderm vorragt, wobei die Zellen sich meist schon radiär angeordnet haben (Fig. 17). Dies ist die eigentliche Anlage des Glockenkerns, während die obere Zellenschicht des Scheitels nach wie vor einfach bleibt und die Fortsetzung des übrigen Ectoderms über der Glockenkernanlage darstellt. Diese letztere erscheint daher als eine Abspaltung einer wuchernden tieferen oder inneren Ectodermschicht von der äußeren, die in der Regel ganz eben über die erstere hinzieht. Aber auch wenn sie ausnahmsweise an der Außenseite eine unbedeutende centrale Delle aufweist, so rührt diese von der genannten Zusammenziehung der Glockenkernanlage her und ist keineswegs der Rest einer Einstülpung des ganzen ursprünglichen Ectoderms zur Bildung des Glockenkerns.

An demselben Längsdurchschnitt ist die Entodermkuppe unter der Mitte des Glockenkerns tiefer eingedrückt als früher und läuft seitlich in zwei schlauchförmige Buchten aus, die den Glockenkern von beiden Seiten umgreifen. Es ist dies das allbekannte Bild optischer oder wirklicher Längsdurchschnitte der Medusenknospen, woraus man folgern zu dürfen glaubte, daß der Glockenkern als die eigentliche Ursache der Medusenbildung die Entodermkuppe zu einem doppelwandigen Becher eindrücke und so die Entstehung der Radialkanäle vorbereite. Sobald man sich aber nicht auf ein solches einzelnes Bild beschränkt, sondern die ganze Schnittserie durchmustert, überzeugt man sich, selbst ohne Zuhilfenahme der noch zu beschreibenden Querdurchschnitte, leicht davon, daß jene Auffassung vollkommen irrig ist. Schon auf den nächstfolgenden Schnitten verschwindet der angebliche Entodermbecher vollständig (Fig. 18), worauf aber in einem der letzten Schnitte wieder ein einzelner Entodermschlauch erscheint, der nicht seitlich, sondern in der Mitte an Stelle des Glockenkerns, d. h. jenseits desselben aufsteigt (Fig. 19). Dasselbe findet auch in der andern Hälfte der Schnittserie statt, woraus sich der Schluß ergibt, daß der Glockenkern von vier kurzen, völlig getrennten Entodermschläuchen umgeben wird. Auch hier füge ich einen anders gerichteten Längsdurchschnitt aus einer gleich alten Knospe hinzu, worin die Trennung der kurzen, handschuhfingerförmigen Schläuche unmittelbar hervortritt. (Fig. 24).

Genau ebenso verhält es sich etwas später, nachdem der Glockenkern sich vom übrigen Ectoderm völlig abgelöst und zu einer nicht ganz regelmäßigen, scheinbar kugeligen Masse zusammengezogen hat, worin schon eine kleine Höhle inmitten der allseitig radiär gestellten Zellen sichtbar wird (Fig. 27). Die verlängerten und sich über den Glockenkern krümmenden Entodermschläuche lassen sich in den hier wiedergegebenen vier Durchschnitten einer und derselben Knospe noch leichter wie vorhin sämtlich feststellen: in Fig. 26 der tangential geschnittene erste Schlauch jenseits des Glockenkerns, in Fig. 27 der vollgetroffene zweite Schlauch und der nur angeschnittene dritte Schlauch, der erst in Fig. 28 sich vollständig darstellt, neben dem äußersten Anschnitt des zweiten Schlauches, und in Fig. 29 der wieder tangential getroffene vierte Schlauch neben dem letzten Rest des dritten. — Von einer ebensolchen Knospe stammt der Durchschnitt Fig. 25 mit einem vollgetroffenen Entodermschlauch und den soliden Anschnitten seiner beiden Nachbarn. — Endlich bestätigt die Querschnittserie, Fig. 20—22, einer Knospe mit noch ganz solidem Glockenkern, daß dieser in der Tat nicht von einem doppelwandigen Entodermbecher, sondern von vier getrennten, wenngleich zusammenstoßenden Entodermschläuchen umschlossen wird, deren noch enge Lichtungen abwärts in die vier Magenrinnen auslaufen.

Dies lenkt aber unsre Aufmerksamkeit wieder auf die jüngsten Knospen vor der Entstehung des Glockenkerns, deren vier kleine Entodermzipfel als selbständige Wachstumsprodukte der Täniolen und Magenrinnen sich nunmehr als die unmittelbaren Vorläufer oder vielmehr die ersten Anlagen der den Glockenkern umschließenden Entodermschläuche darstellen. Denn Schritt für Schritt kann das Auswachsen jener Zipfel zu den Schläuchen verfolgt werden, ohne daß sich diese zusammenhängende Entwicklungsreihe irgendwo durch einen doppelwandigen Entodermbecher unterbrochen zeigte.

Die vier Entodermschläuche sind nun, wie die folgende Untersuchung zeigen wird, keineswegs einfach identisch mit den späteren Radialkanälen; deshalb vermeide ich den letzteren Namen und nenne sie »Radialschläuche«.

Durch die voranstehenden Beobachtungen ist also der bündigste

Beweis dafür erbracht, daß 1) die Einleitung zur Medusenbildung von *Podocoryne carnea* nicht vom Glockenkern ausgeht, sondern von vier durch Täniolen getrennten Rinnen des Entodermschlauchs der jüngsten Knospen, deren distale Enden in vier getrennte Schläuche (Radialschläuche) im Umfange des sich einsenkenden Glockenkerns auswachsen, und daß folglich 2) ein doppelwandiger oder sonstwie gebildeter einheitlicher Entodermbecher als Anlage der umbrellaren Entodermteile überhaupt nicht existiert.

Die entgegenstehenden Angaben von Grobben, Claus, Weismann, Bunting und de Varenne erweisen sich daher in der Tat als völlig unzutreffende, und zwar nicht deshalb, weil sie direkt unrichtig beobachtet hatten, sondern weil sie glaubten, die fragliche Entwicklung lediglich aus einzelnen Bildern späterer Entwicklungsstufen sicher erschließen zu können. Und doch hätte ein einziger Querdurchschnitt durch die zuletzt besprochenen Knospen genügt, um die einheitliche Anlage der umbrellaren Entodermteile wenigstens höchst zweifelhaft erscheinen zu lassen. Nur de Varenne spricht von ursprünglich getrennten Radialkanälen, nähert sich aber dadurch nur zufällig und scheinbar dem richtigen Tatbestand. Denn schon die Behauptung, daß sie in solchen Abständen voneinander stehen, daß das Außenectoderm und das Subumbrellarepithel flächenhaft zwischen ihnen verkleben, beweist, daß er nur ältere Knospen vor Augen hatte, in denen die ursprünglichen Radialschläuche gar nicht mehr bestehen, sondern schon die damit keineswegs identischen Radialkanäle vorliegen, deren Verbindung durch die sogenannte sekundäre Entodermlamelle de Varenne ebenso übersehen hat, wie den Glockenkern.

Bevor ich in der Beschreibung fortfahre, sei schon hier darauf hingewiesen, daß die Ähnlichkeit der Täniolen und Magenrinnen der Medusenknospen und der entsprechenden Bildungen der Hydranthenköpfchen (Fig. 2, 3) nicht bloß eine zufällige und äußerliche ist, sondern auf einer Vererbung jener Teile von den älteren Hydranthen auf die jüngeren Medusen beruht. Denn ein solcher phyletischer Zusammenhang dieser beiderlei Individuen der Hydropolypen bleibt unangetastet, ob man nun die Medusen direkt oder durch die Vermittlung der sogenannten Gonophoren von den Hydranthen ableiten mag, was erst später diskutiert werden soll. Ist aber jener Zusammenhang der ganzen Individuen gesichert, so gilt dies auch für ihre in jeder Hinsicht übereinstimmenden Teile, wie es die Täniolen zweifellos sind.

Ich kehre noch einmal zu den zuletzt besprochenen Knospen zurück, um einige Einzelheiten nachzuholen. — Der Glockenkern erscheint dort in den Längsdurchschnitten unregelmäßig kugelig, mit einer kleinen centralen Höhlung, um die sich seine Zellen in einer Schicht radiär anordnen (Fig. 27). Daß dies ebensowenig wie die bereits erwähnte apicale Delle des Außenectoderms auf seine Entstehung aus einer Einstülpung des ganzen Ectoderms hindeutet, wird sich bei der Untersuchung über seinen phyletischen Ursprung unzweideutig ergeben. Derselbe Glockenkern zeigt sich auf den Querdurchschnitten stumpf vierkantig, so daß die Kanten den interradialen Grenzen der Radialschläuche entsprechen (Fig. 20). Dies kann aber, auch abgesehen von dem nachgewiesenen selbständigen Ursprung jedes Schlauchs, nicht einmal den Schein erwecken, als wenn jene Kanten des Glockenkerns die Teilung einer einheitlichen »primären Entodermlamelle« in die vier Schläuche veranlaßten (Grobben); denn diese stoßen noch mit recht breiten Flächen zusammen, sind also getrennt, bevor jene Kanten zwischen sie vordringen. Dies letztere geschieht erst viel später, nachdem die zusammenstoßenden Seitenränder der vergrößerten Schläuche sich bedeutend verschmälert haben (Fig. 33). Nur die innere Abplattung der Schläuche mag anfangs durch den Druck des Glockenkerns bedingt sein, wogegen aber später eine gewisse Vorwölbung der Schläuche nach innen einen umgekehrt wirkenden Druck anzuzeigen scheint.

Die ständige Trennung der Schläuche offenbart sich aber sehr auffällig in einer Bildung, die nur dann hervortritt, wenn die Schläuche infolge der Konservierung ein wenig auseinanderrücken; dann sieht man nämlich eine zwischen ihnen ausgeschiedene cuticulare Grenzlamelle, die die gleichen Lamellen an der Innenseite des Außenectoderms und an der Außenseite des Glockenkerns oder des Subumbrellarepithels miteinander verbindet (Fig. 30). Diese Lamelle erhält sich lange Zeit und ist in ihren Wirkungen noch an der fertigen Meduse nachweisbar (s. w. u.), so daß die ursprüngliche Vierteilung des umbrellaren Entoderms die ganze Entwicklung überdauert.

Dieselbe Vierteilung zeigt sich noch in andrer Hinsicht bedeutsam. Der anfangs unscheinbare Rest der ursprünglichen Entodermkuppe unter dem Glockenkern und zwischen den Basen der vier Radialschläuche erweitert sich in der Folgezeit zugleich mit dem Wachstum aller übrigen Teile zu einer horizontalen Platte, die als Anlage des künftigen Spadix den Namen »Spadixplatte« verdient (Fig. 27, 28). Wenn der vielgenannte Entodermbecher wirklich bestände, würde die Spadixplatte anfangs nur mit seiner Innenwand zusammenhängen, mit seiner Außenwand und dem sich abwärts anschließenden Magenentoderm der Knospe aber nicht in Verbindung stehen, so daß während dieses Zustandes eine direkte Einwanderung der Eizellen aus dem Magenentoderm in die Spadixplatte unmöglich wäre. Da jedoch statt des Entodermbechers die vier von Anfang an getrennten Radialschläuche bestehen, so bleiben zwischen ihnen ebenfalls von Anfang an unmittelbare und zwar interradiale Verbindungen zwischen der Spadixplatte und dem Magenentoderm zurück, gewissermaßen Reste des ursprünglichen Umschlags des seitlichen Entoderms der jüngsten Knospen in dessen Kuppe.

Diese interradialen Brücken zwischen dem Magenentoderm und der Spadixplatte sind auf Längsdurchschnitten sehr leicht anzutreffen (Fig. 27, 28, 46, 47), und auf Querdurchschnitten, die die Spadixplatte eben noch streifen, läßt sich die Beziehung dieser Brücken zu bestimmten Teilen des Magenentoderms erkennen (Fig. 23). Während die Magenrinnen in die Außenwände der Radialschläuche übergehen, setzen sich die Täniolen in deren Innenwände fort und biegen anderseits mit ihrem Mittelstück in die Spadixplatte um, wodurch sie eben die genannten Brücken herstellen. Dies ist zu der angegebenen Zeit, wann die Täniolen noch solid sind, weniger anschaulich als später, wenn die Grenzspalten zwischen den Radialschläuchen sich bis in die Täniolen hineinziehen und diese dadurch in breite Falten verwandeln, deren Seitenwände sich in die Radialschläuche fortsetzen, während ihre breiten Ränder sich in die genannten Brücken verwandeln (Fig. 32, 43, 44). Diese gestatten also die bezeichnete Einwanderung der Eizellen aus dem Magenentoderm in die Spadixplatte oder den Spadix von Anfang an ununterbrochen.

3) In der nun folgenden Entwicklungsperiode verwandelt sich die schlanke, kolbige Gestalt der Medusenknospen in eine dicke, birnförmige und kurzgestielte (Fig. 34, 35). Diese Anschwellung rührt aber zunächst nicht von einer Ausdehnung der Radialschläuche und des Glockenkerns nach unten her; denn obwohl sie insgesamt breiter geworden sind, füllen sie nur die kleinere obere Hälfte der Knospe aus, deren untere Hälfte von dem Magen allein eingenommen wird.

In den Querdurchschnitten erscheinen die erweiterten Radialschläuche an der Innenseite abgeplattet, hier und dort aber schon etwas konvex vorgewölbt (Fig. 30, 31, 33); ihre Seitenflächen, mit denen sie aneinandergrenzen, sind schmäler geworden und nähern sich schon der Gestalt stumpfer Kanten. Aufwärts krümmen sich die Schläuche nach innen zu, abwärts gehen sie in der schon beschriebenen Weise in das Magenentoderm über (Fig. 34). Namentlich ist an den größeren Knospen dieser Entwicklungsstufe die Faltenbildung der Täniolen dicht unter den Basen der Radialschläuche schon häufig anzutreffen (Fig. 32); und wenn Keimzellen sich in diese Falten eingelagert haben, können die letzteren von ansehnlichem Umfang sein.

Ungleich bedeutender ist die Gestaltveränderung des Glockenkerns in denselben Knospen. Während seine vier Längskanten schärfer geworden sind, hat er sich oben und unten abgeplattet, so daß diese Endflächen mit den Seitenflächen ebenfalls Kanten bilden (Fig. 31, 34). Ferner ist der Boden des Glockenkerns breiter als der Scheitel, und die ganze Masse stellt daher eine abgestumpfte Pyramide dar. Dieser äußeren Gestalt des Glockenkerns paßt sich die Ausdehnung seiner inneren Höhlung an, indem die früher radiär gestellten Zellen seiner Wand sich an den sie umschließenden ebenen Flächen epithelial anordnen und dabei vom Mittelpunkt des Innenraums abrücken. Dieser nimmt also zunächst ebenfalls eine pyramidenförmige Gestalt an, die sich erst durch die Entstehung des Manubrium verändert. Die auf diese Weise entstehende weitere Höhlung, die künftige Glockenhöhle (Subumbrellarhöhle) verwandelt also die ganze solide Zellenmasse der Glockenkernanlage in einen epithelialen Sack, dessen Wand sich in dem Maße verdünnt, als die Höhle sich erweitert. Seine Seitenteile werden zum Subumbrellarepithel der Meduse, sein Boden ist für das Außenepithel des Manubrium bestimmt, und seine Decke beteiligt sich an der Herstellung des Velum (s. u.).

Gegen das Ende dieser Entwicklungsstufe treten als vollständige Neubildungen der Spadix und das Manubrium auf. Während die Unterseite der Spadixplatte noch ganz eben ist, bemerkt man doch schon eine Erhebung ihrer Oberseite und infolgedessen auch des Bodens der Glockenhöhle. Diese Wucherung führt alsbald zu einer Ausdehnung beider Epithele, die in einer Ausbuchtung der Spadixplatte und jenes ectodermalen Glockenhöhlenbodens nach oben ihren Ausdruck findet (Fig. 34, 35, 47). Dies ist die Anlage des Manubrium; anfangs kegelförmig, dann zapfenförmig, verengt es die Glockenhöhle in solcher Weise, daß sie die Gestalt eines umgekehrten Bechers erhält (Fig. 36, 37). In diese Bildung des Manubrium geht die ganze Spadixplatte auf, so daß der nunmehrige Spadix, die entodermale Auskleidung des Manubrium, einmal unmittelbar in die Innenwand der Radialschläuche umbiegt und ferner interradial eine schräg aufsteigende Fortsetzung des Magenentoderms, nämlich der Täniolenränder, darstellt (Fig. 46).

Die Radialschläuche erweitern sich, ohne voneinander abzurücken, und erhalten einen annähernd spindelförmigen Querdurchschnitt, indem ihre Innenwände sich vorwölben und ihre Seitenränder sich zu bloßen

Kanten zusammenziehen, die dann unter annähernd rechten Winkeln zusammenstoßen (Fig. 33, 38). Da die interradialen Grenzlamellen sich leicht nachweisen lassen, so kann natürlich von einem unmittelbaren Zusammenhang dieser Kanten, wie ihn WEISMANN als Anfang der »sekundären Entodermlamelle« zeichnet (Nr. 70, Taf. XIX, Fig. 5), gar nicht die Rede sein. Ganz besonders deutlich ist in solchen Knospen der Übergang der Radialschläuche in die Magenrinnen und die sie trennenden faltenförmigen Täniolen (Fig. 39, 40). An manchen Querdurchschnitten sieht man unmittelbar, wie die breiten Faltenränder sich über den Rinnen so verbinden, daß nach außen die Basen der Schläuche und nach innen die Basis des Spadix hergestellt werden (Fig. 43, 44). Und zwar ist dies wörtlich so zu verstehen, daß Schläuche und Spadix sich auf die eben angegebene Weise abwärts verlängern; denn ganz unverkennbar wird die Magenlichtung dieser und der älteren Knospen fortdauernd durch jene sich abwärts ausdehnenden umbrellaren Teile verengt, bis sie zuletzt zwischen Stiel und Spadix nur noch als Zusammenfluß der Radialkanäle erscheint (Fig. 35—37, 58).

Mit der Verlängerung des Spadix und des ganzen Manubrium vertieft sich auch die Glockenhöhle. Ihre Wandbekleidung, das Subumbrellarepithel, bedeckt die Radialschläuche nur in der oberen Hälfte gleichmäßig; weiter abwärts verdickt es sich in den vier Ecken auf Kosten der radialen Abschnitte und dringt dort mit vier Zipfeln, in denen das subumbrellare und das manubriale Ectoderm zusammenlaufen, bis unter die Basis des Manubrium vor (Fig. 38—40). Diese Subumbrellarzipfel liegen also auf dem schrägen Aufstieg der Täniolenränder zum Spadix oder in der interradialen Faltenbucht, auf welchem Wege sie endlich, halb zwischen den Basen der Radialschläuche und halb unter ihnen das Außenectoderm erreichen (Fig. 46, 61). Die Bedeutung dieser Erscheinung kann erst später erläutert werden. Es erübrigt noch, zu bemerken, daß das umbrellare Außenectoderm in dieser Periode stark zu wuchern beginnt, so daß es mehrschichtig wird. Interradial springt es schon früh etwas zwischen die Radialschläuche vor (Fig. 30, 38).

4) In diesem letzten Abschnitt der Darstellung von der morphologischen Entwicklung der Medusenknospen vereinige ich alle folgenden Stufen bis zur Herstellung der reifen Meduse, weil es nicht angeht, die Beschreibung der Metamorphosen der Einzelteile aus chronologischen Gründen zu unterbrechen.

Die Knospen behalten bis kurz vor der Ablösung ihre birnförmig ovale Gestalt, weil sie frühzeitig eine zarte, aber feste Cuticula an ihrer Außenfläche absondern, die namentlich die natürliche Ausdehnung des Glockenrandes und das Hervortreten der dann hervorwachsenden Neubildungen verhindert. Sie ist natürlich eine Fortsetzung des Periderms des Blastostyls oder Hydranthen; in den Abbildungen ist sie beinahe durchweg fortgelassen.

Die Radialschläuche verließen wir in dem Zustande, daß sie bei einem annähernd spindelförmigen Querdurchschnitt und weiter Höhlung mit ihren Kanten zusammenstießen, also je $^1/_4$ des Umfangs der Umbrella einnahmen und vom Magen aus leicht gekrümmt gegen den Scheitel der Knospe convergierten. Dort bleibt zwischen ihren Enden ein centrales Feld des Außenectoderms mit der darunter liegenden Decke der Glockenhöhle in festem Zusammenhange und bildet so die Anlage des Velum, die anscheinend das Vordringen jener Enden der Radialschläuche bis zum Scheitel hindert (Fig. 34—36). Dafür wachsen diese Enden im Umkreise des Velum nach oben hervor und stülpen entsprechende Überzüge des Ectoderms aus (Fig. 37). Diese hohlen und dicken Randwülste hängen zwar an ihrer Basis mit ihren äußeren Ecken zusammen, doch so, daß sie unmittelbar über dem Velum einen kreuzförmigen Raum umschließen, der sich interradial nach außen öffnet und die Wülste vollkommen voneinander trennt (Fig. 53, 56). Durch die in diesen Raum einragenden Tentakel und unter dem Druck der äußeren cuticularen Hülle wird er weiterhin sehr stark verengt (Fig. 55). Längsdurchschnitte, die zwei einander gegenüberstehende Wülste treffen, zeigen daher nur den centralen Teil des prävelaren Raums, der dann wie eine Ectodermeinstülpung erscheint (Fig. 37). Solch ein Bild bewog WEISMANN zu der irrigen Annahme, daß eine »förmliche Einstülpung« des Scheitelectoderms gegen den Glockenkern das Velum bilde (Nr. 70, S. 113, 260)[1]; tatsächlich besteht aber seine Anlage schon an dem glatten Scheitel der Knospe, sobald eine Decke der Glockenhöhle vorhanden ist, und die vermeintliche Einstülpung ist, wie wir sahen, nur das Centrum des zwischen den Wülsten befindlichen Raumes.

Der Durchbruch der noch geschlossenen Anlage des Velum beginnt so, daß die Mitte der äußeren Ectodermschicht sich öffnet und die dem Glockenkern angehörige tiefere Schicht sich in jene Öffnung bruchsackartig vordrängt (Fig. 54); und wenn man damit die analogen Erscheinungen bei *Clava* und *Gonothyraea* vergleicht, wird es mehr als wahrscheinlich, daß das Vordringen der Glockenkerndecke die eigentliche Ursache des Durchbruchs ist, worauf erst das Velum als ein platter Ring fertig vorliegt (Fig. 55). Doch wird es sofort durch neue Bildungen in die Glockenhöhle umgeschlagen.

---

[1] Merkwürdigerweise fehlt bei WEISMANN in dem Durchschnitt einer älteren Medusenknospe von *Podocoryne carnea* das Velum ganz (Nr. 70, Taf. 19 Fig. 13).

Aus dem Scheitel der Randwülste wachsen nämlich die Tentakel hervor, und da sie durch das Knospenperiderm verhindert werden, nach außen hervorzutreten, durchsetzen sie bei ihrer fortdauernden Ausdehnung die Öffnung des Velum oder den »Glockenmund«, schlagen es dabei in die Glockenhöhle um und füllen die letztere mit ihren Schlingen (Fig. 55, 58). Die axialen Entodermzellen der Tentakelanlagen rücken nicht gleich in einer Zeile in sie ein, sondern zu mehreren nebeneinander, um sich erst während der Verlängerung der Tentakel in der bekannten Weise aneinander zu reihen. Mehr als die vier radialen Tentakel habe ich bei *Podocoryne carnea* niemals angetroffen.

Bald nach dem Erscheinen der Randwülste beginnt im Niveau des Velum die Bildung des Ringkanals. Die Radialschläuche rücken dort niemals auseinander, sondern berühren sich stets mit ihren dicken Rändern, bis diese endlich verschmelzen (Fig. 41). Darauf verteilt sich die Masse der Schläuche in dieser Zone derart, daß nur radial unter den Randwülsten eine weit offene, im Querdurchschnitt dreieckige Lichtung zurückbleibt, die sich in den interradialen Verbindungsstrecken zu einem dünnen Kanal zusammenzieht (Fig. 50). Der Ringkanal geht also unmittelbar aus den ursprünglichen Radialschläuchen hervor, so daß selbst seine ganze Lichtung mit den ursprünglichen vier Schlauchhöhlungen identisch ist. Die angegebene Verschiedenheit seiner radialen und interradialen Abschnitte behält er aber dauernd: während die letzteren sich immer mehr zu dünnen Röhren ausziehen, bleiben radial die dickwandigen Erweiterungen als Wurzeln der Randwülste und als Endpunkte der Radialkanäle bestehen. Die verbreitete Annahme, daß der Ringkanal im oberen Rande einer die Radialkanäle verbindenden Entodermlamelle entstehe, sei es, daß deren Spalthöhle sich dauernd erhalte (Hertwig) oder von den Radialkanälen aus sich neu entwickle (Agassiz, Claus), ist also nicht zutreffend und lediglich eine Schlußfolgerung aus der irrigen Vorstellung von der Existenz jener Entodermlamelle.

Zu der Zeit, wann die Radialschläuche im Bereich des Ringkanals zu verschmelzen beginnen, fängt auch eine Veränderung ihrer darunterliegenden Abschnitte an. Mit der zunehmenden Erweiterung der Umbrella dehnen sie sich ebenfalls in konzentrischer Richtung aus, doch so, daß ihre Seitenkanten in dünne Platten ausgezogen werden, die mit den interradialen Grenzlamellen in Verbindung bleiben (Fig. 42). Diese Platten bestehen von Anfang an aus einer einzigen Zellenlage, und nirgends fand ich eine Andeutung davon, daß auch die angrenzenden Teile des die Lichtungen umschließenden Epithels in jene Platten so hineingezogen würden, daß diese aus einer Duplikatur des Entoderms hervorgingen. Jeder Radialschlauch sondert sich mithin in seiner Breite in drei Abschnitte, einen mittleren (radialen), der die ursprüngliche Höhlung enthält und zum definitiven Radialkanal wird, und zwei seitliche solide und einschichtige Flügel, die als wirkliche Neubildungen aufzufassen sind (Fig. 48). Während die Umbrella in die Länge und Breite wächst, dehnen sich auch jene Flügel aus und werden anderseits die Radialkanäle immer schmäler und flacher (Fig. 51). Sobald jeder Flügel breiter geworden ist, als der ihn aussendende Radialkanal, verschmelzen die zusammenstoßenden Ränder der Flügel (Fig. 52); die vier Radialkanäle sind alsdann durch ebenso viele breite Entodermstreifen von der Form eines einfachen, dünnen Plattenepithels verbunden, das kontinuierlich in das Kanalepithel übergeht. Dies ist nun die vielgenannte »Entodermlamelle« (HERTWIG) oder »Gefäßplatte« (CLAUS) der fertigen Meduse, die also mit der angeblichen »primären« oder »sekundären« Entodermlamelle jüngerer Medusenknospen (WEISMANN) gar nichts zu tun hat. Denn die Annahme, daß der Glockenkern die Kuppe des ursprünglichen Entodermschlauchs zu einem doppelwandigen Becher einstülpe (primäre Entodermlamelle), und dieser durch interradiale Verschmelzungen beider Blätter die »sekundäre Entodermlamelle« oder Gefäßplatte bilde, hat sich als eine vollständige Täuschung herausgestellt; weder existiert jener Becher, noch überhaupt eine zweiblättrige oder kontinuierliche Anlage der einzelnen Gefäßplatte. Die einzigen ursprünglichen Entodermteile der Umbrella sind vielmehr ausschließlich die vier getrennten Radialschläuche, die sowohl die definitiven Radialkanäle, wie die sie verbindenden Platten, und die letzteren zwar aus einer einschichtigen, aber in jedem Interradius zweihälftigen Anlage hervorgehen lassen. Deshalb ist auch der gelegentlich angestellte Vergleich dieser Verbindungsplatten mit der »Gefäßplatte« der Scyphomedusen, die tatsächlich aus Verschmelzungen des Kranzdarmes entsteht, ganz unzulässig. — Nachdem aber die fragliche Entodermhaut der Medusen von *Podocoryne* und andern Hydromedusen (s. u.) nach ihrer Entwicklung sich als etwas ganz andres herausgestellt hat, als wofür sie bisher gehalten wurde, dürfte es angezeigt sein, um weiteren Mißverständnissen vorzubeugen, sie mit einem neuen Namen zu bezeichnen. Ich werde sie »Umbrellarplatte« nennen.

Aus dem hohlen Hauptteil der vier Radialschläuche gehen die vier Radialkanäle, aus ihren flügelförmig und einschichtig auswachsenden und paarweise verschmelzenden acht Kanten die Umbrellarplatten (Entodermlamelle, Gefäßplatte aut.) hervor; der Ringkanal entsteht weder in einer Entodermlamelle noch durch Seitenfortsätze der Kanäle, sondern durch eine unmittelbare Verbindung der zusammenstoßenden Radialschläuche. — Die Anlage des Velum ist gleichzeitig mit der Herstellung einer deutlichen Glockenhöhle in der Duplikatur des Scheitelectoderms und der inneren Höhlendecke gegeben.

Solange die beiden Hälften jeder Umbrellarplatte noch nicht miteinander verschmolzen sind, stehen sie mit der sie trennenden Grenzlamelle und durch diese mit der Basalmembran des Außenectoderms und des Subumbrellarepithels in Zusammenhang. Bei der Verschmelzung schwindet natürlich die zwischenliegende Lamelle, und gleichzeitig hebt sich das Außenektoderm vollständig von der Umbrellarplatte ab, wogegen das Subumbrellarepithel ihr und den Radialkanälen eng angeschlossen bleibt. An der fertigen Meduse zeigt sich alsdann sehr deutlich, daß das Subumbrellarepithel, wie es F. E. SCHULZE von *Syncoryne* beschrieb, nur mit den Radialkanälen und den interradialen Nähten der Umbrellarplatten fest verbunden ist, dazwischen aber sich von den letzteren abheben kann, wodurch die acht, von SCHULZE als »Cölom« gedeuteten Räume entstehen (Fig. 63). Warum die vier radialen Verbindungen längs den Kanälen entstehen, ist nicht ohne weiteres zu verstehen, wenn nicht etwa die radialen Muskeln (s. u.) mit im Spiele sind; dagegen ist es höchst wahrscheinlich, daß die interradialen Verbindungen des Subumbrellarepithels eine Fortsetzung seiner ursprünglichen Zusammenhänge mit den interradialen Grenzlamellen und folglich mit den Nahtstellen der Umbrellarplatten sind. Jene subepithelialen Räume der Subumbrella hören natürlich an der Wurzel des Manubrium auf, da das Subumbrellarepithel dort sich auf den Spadix umschlägt und mit ihm an der ganzen Fläche verbunden bleibt.

Indem die Bildung der Umbrellarplatte abwärts fortschreitet, gelangt sie zuletzt bis zwischen die Basen der Radialkanäle, wo sie sich merklich verschmälert, weil die letzteren gegen den Magen zusammenrücken und dort an ihrem Ursprung breiter sind als in der übrigen Umbrella. An Querdurchschnitten, die auf einer Seite noch die Basen der Kanäle, auf der andern Seite aber schon deren Fortsetzung, die

Täniolenfalten und Magenrinnen, getroffen haben, erkennt man ohne weiteres, daß die Flügel der Radialschläuche oder eben die Anlagen der Umbrellarplatten in entsprechende, aber noch auseinanderstehende Kanten der Magenrinnen, und diese Kanten weiter abwärts samt den verstreichenden Täniolen in das glatte Magenentoderm auslaufen (Fig. 43—45). Bei der fortschreitenden Einbeziehung der Täniolen und Rinnen in die Bildung der umbrellaren Entodermteile gelangt die Umbrellarplatte schließlich auch bis zu jenem indifferenten Magenentoderm und trennt dadurch die Subumbrellarzipfel, die vorher in den Täniolenfalten noch das Außenectoderm berühren konnten, vollständig von diesem letzteren. Damit hört, wie wir sehen werden, jede Bedeutung dieser Zipfel auf. Bemerkenswerterweise ist aber diese völlige Abdrängung des Glockenkerns vom exumbrellaren Außenectoderm eine relativ späte Erscheinung.

Sonstige Einzelheiten in der Ausbildung der Meduse sollen hier nur kurz erwähnt werden. — Die Lichtung des Manubrium wird vierkantig, indem die Täniolenbildung des Magens sich auf dem beschriebenen, interradialen Wege auf den Spadix fortsetzt und allmählich bis zur Spitze des Manubrium vorrückt (Fig. 52, 63). Den tiefen Buchten zwischen den Täniolen entsprechen am oralen Ende des Manubrium äußere, radiale Kanten, die noch vor dem Durchbruch des Mundes in die vier ectodermalen sogenannten »Mundtentakel« auslaufen (Fig. 58). — Bald nach der Fertigstellung des Velum verdickt sich das Ectoderm jedes Randwulstes dicht über dem Velum zu einem vorspringenden Polster, das den Ocellarbildungen andrer Medusen entspricht, aber, wie schon die älteren Beobachter (Allman, Grobben) feststellten, keine Ocellen entwickelt (Fig. 58). Das Gewebe dieser Polster scheint sich von demjenigen der sich anschließenden Nervenringe wenig zu unterscheiden.

Den histiologischen Bau der subumbrellaren Muskeln haben O. und R. Hertwig eingehend beschrieben (Nr. 44, S. 7—10), aber über die Entwicklung dieses Gewebes nichts angegeben; es sei daher hier das mitgeteilt, was ich darüber zu beobachten Gelegenheit hatte. An den älteren Medusenknospen von *Podocoryne carnea* trennen sich die der Glockenhöhle zugewandten und kernhaltigen Zellenhälften des Subumbrellarepithels so voneinander, daß sie als freie Zäpfchen oder Halbkugeln aus den miteinander zusammenhängenden Basalteilen vorragen (Fig. 48, 51, 58). Nur längs der Radialkanäle erscheinen dieselben Zellen voneinander völlig getrennt. Betrachtet man dieses Gewebe an passenden Tangentialdurchschnitten älterer Knospen von der Fläche, so erscheint es zwischen den Radialkanälen aus queren Bändern zusammengesetzt, von denen jedes eine größere Anzahl von Kernen, also auch von den inneren kernhaltigen Zellenhälften, trägt und folglich aus einer Verschmelzung der zugehörigen basalen Hälften entstanden ist (Fig. 59). In den freien Medusen liegen diese Bänder dicht nebeneinander und enthalten eine gewisse Anzahl von parallel und längs verlaufenden Fibrillen, die natürlich nur Muskelfibrillen sein können, wenngleich eine Querstreifung nicht deutlich hervortrat. Die kernhaltigen Zellenhälften sind zu Plattenzellen geworden, die die Muskelbänder bedecken. Jedes der letzteren ist also aus einer größeren Zahl von basalen Zellenhälften entstanden und stellt eine Muskelfaser mit zahlreichen Fibrillen in einer gemeinsamen Grundsubstanz dar. Die den Radialkanälen ansitzenden Subumbrellarzellen bilden keine Bänder, sondern verwandeln sich anscheinend in Spindelzellen, deren Längsachse der Kanalachse parallel verläuft. Ihre Umbildung in Muskelelemente dürfte ähnlich verlaufen wie am Ringmuskel.

Nachdem die reifende Medusenknospe ihr Periderm gesprengt hat, entfaltet sie ihre am Rande zusammengedrückte Umbrella zur vollen Glockenform und streckt die Tentakel aus. In diesem Zustande verweilt sie noch einige Zeit an ihrem kurzen Stiel; dann schwindet dessen Entoderm und das Ectoderm schnürt sich in kurzem Abstand von der Glocke tief ein und zuletzt ganz durch, so daß die eben freigewordene Meduse einen spitzen, exumbrellaren Scheitelaufsatz trägt.

B. Die Entstehung und Wanderung der Eizellen.

Die Keimstätte der Eizellen. Nachdem Weismann in Übereinstimmung mit andern Beobachtern festgestellt hatte (Nr. 68, 69), daß bei den Hydropolypen die »Keimstätte«, d. h. die Stelle, wo ihre Keimzellen sich zuerst differenzieren, häufig von der »Reifungsstätte« entfernt liegt, so daß die Keimzellen, um zur letzteren zu gelangen, Wanderungen auszuführen hätten, fand de Varenne bei *Podocoryne carnea* die weibliche Keimstätte im Entoderm des Blastostyls, von wo sie in den Spadix einwanderten, um dort ihre Reife zu erlangen (Nr. 67, S. 648). Weismann erklärte dies für einen Irrtum, da bei unserm Polyp Eizellen nur ausnahmsweise im Blastostyl anzutreffen seien und ihre normale Keimstätte, vielmehr das Entoderm der Medusenknospe, die »Keimzone«, d. h. der die Keimstätte enthaltende Abschnitt die proximale Hälfte der Knospe und die Reifungsstätte das

Ectoderm des Manubrium sei. BUNTING schloß sich WEISMANN vollständig an. Die Vermutung WEISMANNS, daß die Eizellen, obwohl sie sich im Entoderm differenzierten, aus dorthin eingewanderten undifferenzierten Ectodermzellen (Urkeimzellen) der Knospen hervorgingen, wurde später von ISHIKAWA insofern bestätigt, als er im Ectoderm der Knospe ausnahmsweise ganz unzweifelhafte Eizellen antraf, woraus er schloß, daß die daneben sichtbaren kleinen dunklen Zellen die undifferenzierten Urkeimzellen seien, die, abgesehen von den eben angegebenen Ausnahmen, in der Regel in demselben indifferenten Zustande in das Entoderm einwanderten, um erst dort zu wirklichen Eizellen zu werden (Nr. 47).

Nach meinen Untersuchungen über die Keimstätte der weiblichen *Podocoryne carnea*, die ich an Tausenden von Durchschnitten anstellte, muß ich die genannten Angaben fast durchweg berichtigen. Eizellen kommen außer im Entoderm der Knospe auch in deren Ectoderm vor, aber nicht ausnahmsweise, sondern recht häufig, an den verschiedensten Stellen und auf allen Entwicklungsstufen der Medusenknospe vor dem Erscheinen der Tentakel. Ich kann ferner die Ansicht ISHIKAWAS, daß die kleinen, jedoch undifferenzierten Ectodermzellen der Knospen Urkeimzellen seien, die sich erst im Knospenentoderm zu Eizellen differenzierten, schon deshalb nicht bestätigen, weil ich die allerjüngsten differenzierten Eizellen außerhalb der Knospen im Ectoderm des Blastostyls antraf, und zwar ebenfalls nicht als seltene Ausnahmen, sondern ständig.

Innerhalb und außerhalb der Knospenzone junger Blastostyle, die erst ganz kleine Knospen trugen, ist das Ectoderm in einem nicht ganz schmalen, aber wohl nicht ganz ununterbrochenen Gürtel dadurch verdickt, daß sich in seiner Tiefe rundliche, eckige Zellen angesammelt haben, die durch ihr dunkleres Plasma und den vergrößerten hellen Kern jungen Eizellen gleichen und tatsächlich durch alle Übergänge mit unzweifelhaften größeren Eizellen in derselben Ectodermzone verbunden sind (Fig. 5, 9). Solche jüngste Eizellen habe ich gelegentlich auch in derselben Keimzone in das Entoderm einwandern sehen, wo dann entweder größere Eizellen an verschiedenen Stellen, bis ziemlich tief unterhalb der Knospungszone und anderseits bis in die jungen Knospen anzutreffen sind. Anderseits finde ich ebenso auf dem ganzen Wege von jener Ectodermzone des Blastostyls bis in das Ectoderm der Knospen an Größe zunehmende Eizellen, die erst dort ins Entoderm übertreten (Fig. 8—10). Bei der Leichtigkeit, mit der die Eizellen aus dem Ectoderm ins Entoderm und umgekehrt hinüberwandern

(s. Goette, Nr. 28, S. 354 Anm., Kleinenberg, Nr. 48, S. 329), können die beschriebenen Bilder freilich nicht ohne weiteres so gedeutet werden, daß die Eizellen bis zum Manubrium hin nur vom Ectoderm in das Entoderm und nicht umgekehrt auswandern; die Tatsache jedoch, daß mit der fortschreitenden Entwicklung der Blastostyle und der Knospen die Eizellen im Ectoderm an Zahl abnehmen, dagegen im Entoderm der Knospen und namentlich in deren Manubrium zunehmen, beweist, daß die Einwanderung aus dem Ectoderm in das Entoderm zweifellos die Regel ist, und das Veröden der Keimstätte in den älteren Blastostylen beweist ferner, daß tatsächlich dort der Ausgangspunkt der Bildung und Wanderung der Eizellen ist.

Aus diesen Tatsachen ergibt sich, 1) daß die Eizellen allerdings im Ectoderm entstehen (Ishikawa), aber nicht in demjenigen der Medusenknospe, sondern im Ectoderm des Blastostyls innerhalb und außerhalb der Knospungszone, 2) daß sie sich schon an dieser Stelle differenzieren und ihre Entwicklung im Knospenectoderm fortsetzen. Mit andern Worten: in den weiblichen Stöcken von *Podocoryne carnea* befindet sich die Keimstätte nicht im Entoderm, sondern im Ectoderm, und die Keimzone nicht in der Medusenknospe, sondern im Blastostyl (Hydranth), und fällt dort im allgemeinen mit der Knospungszone zusammen.

De Varenne hat also in der Bestimmung der Keimzone Recht, irrt aber in der Annahme, daß das Entoderm die Keimstätte sei. Weismann hat beides, Keimstätte und Keimzone unsrer Polypen unrichtig bestimmt. Grobbens Ansicht, daß Keim- und Reifungsstätte der Eizellen im Ectoderm des Manubrium vereinigt seien, war schon durch die Beobachtungen von de Varenne und Weismann widerlegt.

Die Wanderung der Eizellen. Sobald es nun feststand, daß die Keimstätte der weiblichen *Podocoryne* von deren altbekannter Reifungsstätte im Ectoderm des Manubrium verschieden und entfernt ist, konnte es scheinen, daß die Eizellen dieses Polypen nur durch eine bestimmt vorgezeichnete Wanderung an ihr letztes Ziel zu gelangen vermochten. So hat denn auch Weismann gerade für die weibliche *Podocoryne* ganz bestimmte Angaben über diese Wanderung gemacht (Nr. 70, S. 68). Bis zur Vorstülpung des Spadix lägen die Eizellen ausschließlich im Entoderm der Knospe, zuerst in der Seitenwand, von wo aus sie aufwärts in die Basis der Radialkanäle einwanderten und diese umkreisend in die Spadixplatten gelangten. Nach der Erhebung dieser Platte zum Spadix durchsetzten die Eizellen die Grenzlamelle und gelangten in das Ectoderm des Manubrium, in dessen proximaler

Hälfte sie sich in vier interradialen Längsstreifen oder eben den Ovarien anordneten (a. a. O. S. 69).

Diese Wanderung vollzieht sich nach WEISMANN in einer ganz bestimmten Ordnung (a. a. O. S. 270—279). Erstens soll die Bewegung in einem bestimmten Reifezustande der Eizellen beginnen. Dies wird aber durch meine Beobachtungen widerlegt. Denn ich sah ebenso kleinste, halbdifferenzierte, wie größere Eizellen aus der ectodermalen Keimstätte in das Entoderm übertreten, und anderseits sehr viel größere und reifere Eizellen noch in jener Keimstätte zurückbleiben. Dies scheinen die größeren Eizellen zu bestätigen, die man an der untersten Grenze der Keimzone, also offenbar unmittelbar neben ihrer ectodermalen Ursprungsstätte im Entoderm antrifft. Denn entweder haben sie die letztere eben erst, also ebenfalls auf einer vorgerückten Entwicklungsstufe verlassen — was ich für das Wahrscheinliche halte — oder sie taten es allerdings im jüngsten Alter, haben aber alsdann die kaum begonnene Wanderung unterbrochen, um ruhend zu wachsen; das eine wie das andre widerspricht aber der Annahme WEISMANNS. Die Wanderung der Eizellen beginnt also nicht in einem bestimmten Zeitpunkt ihrer Differenzierung, sondern es setzen sich bald jüngere, bald ältere Eizellen in Bewegung.

Zweitens soll nach WEISMANN die »Marschroute« der Eizellen ganz genau vorgeschrieben sein, wie es namentlich bei *Podocoryne* deutlich hervortrete, wo alle Eizellen von demselben Ort, dem Magenentoderm der Knospe, herkommen und nach demselben Punkt, dem Ectoderm des Manubrium, hinwandern, keine von ihnen zurückbleibt oder einen andern Weg einschlägt (Nr. 70, S. 270). Daher verläßt auch die Eizelle die Körperschicht, in der sie wandert, nicht willkürlich hier und dort, sondern nur an ganz bestimmten Stellen (a. a. O. S. 275, 278). — Eine solche bestimmte Marschroute der Eizellen bis zu ihrem definitiven Ziel, dem ectodermalen Überzug des Manubrium, existiert jedoch nach meinen Untersuchungen nicht; es gibt vielmehr mehrere derartige Wege.

Vor allem beginnt die Marschroute, wie wir sahen, überhaupt nicht im Magenentoderm der Knospe, sondern der Ausgangspunkt ist die ectodermale Keimzone im Blastostyl, so daß der WEISMANNschen Marschroute unter allen Umständen der Übergang der bereits im Ectoderm differenzierten Eizellen in das Entoderm vorauszugehen hätte. Damit beginnt aber schon eine erste Divergenz der verschiedenen Wege. Denn jener Übergang der Eizellen aus einer Körperschicht in die andre erfolgt nicht an ganz bestimmten, sondern an den verschiedensten Stellen von der Keimzone im Blastostyl an bis zum Niveau des Spadix in der Knospe hinauf. Auf dieser ganzen Strecke trifft man unverkennbare Eizellen in beiden Schichten, dem Ectoderm und dem Entoderm, und gelegentlich den Übergang selbst (Fig. 4—10, 15, 22).

Es ist nun allerdings eine Tatsache, daß die meisten Eizellen im Magenentoderm der Knospe und später im Spadix anzutreffen sind (Fig. 26, 28, 29, 34, 35, 39, 47), so daß naturgemäß die Strecke zwischen diesen beiden Teilen zuerst zu untersuchen wäre. — Nach Weismann geht der einzige auf dieser Strecke von den Eizellen benutzte Weg vom Magenentoderm durch die Basen der Radialkanäle und ihre Lichtung umkreisend in die Spadixplatte, so daß eine Einwanderung dorthin vor der Bildung der Radialkanäle, also während der angeblichen Existenz der primären Entodermlamelle überhaupt nicht stattfinde, und später die Interradien vermieden würden. Diese Annahme war aber nur die Folge der irrigen Vorstellung von der ersten Entwicklung der Medusenknospen. Wäre jene Entodermlamelle wirklich vorhanden, so fehlte natürlich ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen dem Magenentoderm und der Spadixplatte, also auch die Möglichkeit eines direkten Übergangs aus dem ersteren in diese Platte, und konnte scheinbar nur durch die später entstehenden Radialkanäle hergestellt werden (S. 11). Und wenn anderseits zugleich mit diesen Kanälen die die Interradien verschließenden sekundären Entodermlamellen (Umbrellarplatten) entständen, in denen allerdings niemals Eizellen anzutreffen sind, so blieb eben nichts andres übrig als jenen von Weismann angegebenen Weg für den allein benutzten zu erklären. Mit den irrigen Voraussetzungen dieser Vorstellung fallen aber natürlich auch die daran geknüpften Schlußfolgerungen. Da vom ersten Anfang der Medusenbildung an statt der legendären primären Entodermlamelle die vier Radialschläuche und zwischen und unter ihnen die beschriebenen direkten Übergänge vom Magenentoderm zur Spadixplatte existieren (s. S. 12), so stehen den im Magenentoderm befindlichen Eizellen diese beiden Wege, durch die Radialschläuche und die interradialen Brücken zu jeder Zeit offen und werden von ihnen auch tatsächlich benutzt.

Prüfen wir zuerst den durch die Basen der Radialschläuche (Radialkanäle aut.) führenden Weg. Daß er häufig eingeschlagen wird, unterliegt keinem Zweifel, da die Eizellen dort leicht nachzuweisen sind (Fig. 34, 40). Wenn aber Weismann weiter angibt, daß sie in den Basen angelangt die Kanäle umkreisen, so kann dies wohl nur so verstanden werden, daß sie, wie es am Ende die von ihm bevorzugten Längsdurchschnitte nahelegen, vorherrschend in der Außenwand der Kanäle anlangen und dann sie umkreisend in deren Innenwand geraten. Dem muß ich aber nach meinen Befunden widersprechen und zwar im besonderen Hinblick auf die später ersichtliche grundsätzliche Bedeutung dieser Frage. Tatsächlich habe ich in meinen zahlreichen Durchschnitten nur zweimal eine Eizelle mitten in der Außenwand eines Radialschlauches gesehen, die also den letzteren hätte umkreisen müssen, um ihr normales Ziel zu erreichen, während Eizellen in den Rändern und der Innenwand der Schlauchbasen eine häufige Erscheinung sind (Fig. 31, 40, 47). Daß aber diese Eizellen nicht aus der Außenwand, sondern von unten her an jene Plätze gelangten, und daß folglich die zwei Eizellen in der Außenwand von Radialschläuchen wirklich Ausnahmen sind, geht aus den folgenden Beobachtungen hervor.

In der proximalen Hälfte der Knospe bis zum Anfang der Täniolen oder Falten trifft man die Eizellen in jedem beliebigen Meridian (Fig. 15); von jenem Punkt an verteilen sie sich allmählich auf die soliden und später faltenförmigen Täniolen, um in diesen aufwärts zu wandern (Fig. 32, 44). Nun gehen diese Falten, wie ich schon beschrieb, so in die Radialschläuche über, daß sie sich paarweise über einer Magenrinne verbinden und dadurch die Innenwand des Schlauches herstellen, während die zwischen je zwei solchen Schlußstellen befindlichen breiten Faltenränder interradial unmittelbar in den Spadix aufsteigen. So versteht es sich, daß die Eizellen des Magenentoderms allerdings sehr häufig in die Basen der Radialschläuche, aber regelmäßig ohne sie zu umkreisen in deren Kanten oder deren Innenwand gelangen, die ja direkt in die Spadixplatte oder den Spadix übergehen (Fig. 28, 39, 47).

Dies könnte auf den ersten Blick als eine recht unwesentliche Korrektur des von Weismann angegebenen Weges erscheinen; bedeutsam ist aber der Umstand, daß die oben beschriebene Bahn eigentlich eine interradiale ist, und daß sie nicht nur durch die seitlichen Faltenblätter der Täniolen in die Radialschläuche, sondern auch durch die Faltenränder unter Umgehung der Schläuche geradenwegs zur Spadixplatte führt. Und tatsächlich benutzen, wie ich sehe, recht viele Eizellen des Magenentoderms diesen zweiten Weg, so daß dabei von einer Ausnahme gar nicht die Rede sein kann; um so weniger, als dies nicht die einzige Abweichung von der Weismannschen Marschroute ist.

Von allen Eizellen, die von ihrer Keimstätte im Blastostyl an im Ectoderm weiter wandern und so in die Knospen gelangen, treten anscheinend die meisten in der proximalen Hälfte der letzteren in das platte Magenentoderm über, um dann einen der beschriebenen Wege zu ihrer Reifungsstätte einzuschlagen. Ein Teil von ihnen verbleibt aber noch weiter im Ectoderm und begibt sich dabei ebenso wie die Gefährten im Entoderm in die Interradien, um sie nicht wieder zu verlassen (Fig. 33, 44). Einige traf ich neben den offenen Faltenbuchten und gegen sie vorspringend, so daß die Annahme nahe genug liegt, daß sie dort das Ectoderm verlassen und in die Faltenbucht einrücken. In der Tat finden sich auch verhältnismäßig oft Eizellen, die in jenen Buchten ganz frei zwischen den beiden Faltenblättern aufwärts wandern, also sich genau auf demselben Wege befinden, auf dem die ectodermalen »Subumbrellarzipfel« hinabwachsen (Fig. 32, 40). Es ist daher auch nicht wunderbar, daß beide Teile zusammenstoßen, und die Eizellen dann unter Umgehung des Spadix direkt in die Zipfel und somit in das sich in sie fortsetzende Ectoderm des Manubrium einrücken, wie ich es mehrfach sah (Fig. 39, 46). Daneben dringen andre Eizellen in der Innenwand der Radialschläuche bis über die Spadixplatte oder die Basis des Spadix hinaus vor, um dann ebenfalls unter Umgehung des Spadix in ihre definitive Reifungsstätte, den Boden des Glockenkerns oder den Überzug des Manubrium, überzutreten (Fig. 31).

Nach diesen Befunden würde also eine nicht geringe Anzahl von Eizellen vom Außenectoderm der Knospe durch die interradialen Zwischenräume der täniolaren Faltenblätter und der Radialschläuche ihre ectodermale Reifungsstätte direkt erreichen, ohne das Entoderm zu durchsetzen. Allerdings könnten manche Einwendungen dagegen erhoben werden. Eine solche könnte einmal den folgenden von mir gemachten Beobachtungen entnommen werden. Gelegentlich habe ich einige Eizellen im Ectoderm der Knospe noch höher hinauf als in den schon besprochenen Fällen und zwar wieder in den Interradien angetroffen, so in der mittleren Höhe der Glockenhöhle, ja selbst mehr als einmal zwischen den Basen der Randwülste (Fig. 33, 57). Daß diese »verirrten« Eizellen dennoch imstande gewesen wären, auf gewissen Umwegen zu ihrem normalen Ziel zurückzukehren, an dem sie dicht vorbei gewandert waren, halte ich für unwahrscheinlich und glaube vielmehr, daß sie früher oder später in der Umbrella zugrunde gehen. Daraus könnte man vielleicht schließen wollen, daß auch die bis an die Faltenbuchten der Täniolen im Ectoderm vorgedrungenen Eizellen demselben Schicksal entgegengingen und gar nicht zum Übertritt in das Manubrium bestimmt wären. Dagegen ist aber zu bemerken, daß unter dieser Voraussetzung recht viele Eizellen in den distalen Abschnitten der Umbrella angetroffen werden müßten, was jedoch nicht der Fall ist; wogegen der Übergang der fraglichen Eizellen aus dem Außenectoderm in die Faltenbuchten teils direkt beobachtet werden kann und anderseits durch die in den Buchten vorkommenden gleichen Eizellen sehr wahrscheinlich wird.

Weiter könnte eingewendet werden, daß die zuletzt genannten Eizellen, statt aus dem Ectoderm zu kommen, ebenso gut sich aus dem Epithelverband des anliegenden Entoderms herausgelöst haben könnten. Wenn ich aber auch diesen Einwand gelten lassen wollte, so wäre er doch für die allgemeine Frage nach den Wanderungswegen der Eizellen von geringer Bedeutung, weil der nachweisbare Übertritt derselben aus den Faltenbuchten in die Subumbrellarzipfel unter allen Umständen einen neuen Weg bezeichnete. Auf der andern Seite kann ich als ein schwer wiegendes Indicium gegen jenen Einwand und für meine erste Darstellung hier schon anführen, daß bei den männlichen Medusen von *Podocoryne carnea* der Weg der Keimzellen aus dem Außenectoderm in das Manubrium ausschließlich durch die Subumbrellarzipfel führt (s. u.). Es dürfte also dieser selbe Weg auch von den Eizellen häufiger benutzt werden, als es gelingt, ihren Übertritt aus dem Außenectoderm in die Subumbrellarzipfel unmittelbar zu beobachten.

So gelangen wir also zum Ergebnis, daß die in die Medusenknospe einwandernden Eizellen mindestens vier verschiedene Wege einschlagen: Magenentoderm, Basen der Radialschläuche, Spadix, Ectoderm des Manubrium — Magenentoderm, Spadix, Ectoderm des Manubrium — Magenentoderm, Radialschläuche, Ectoderm des Manubrium — Außenectoderm, Ectoderm des Manubrium. Daneben kommen nicht selten verirrte Eizellen vor, die ihr Ziel überhaupt nicht erreichen, wozu außer den im Außenectoderm verbleibenden noch andre gehören mögen, die in den Radialschläuchen zu hoch hinaufsteigen (Fig. 47), was ja schon de Varenne annahm.

Damit ist aber die Frage nach der Wanderung der Eizellen keineswegs erledigt. Da Weismann die ersten Eizellen in solchen Medusenknospen von *Podocoryne* antraf, an denen die Bildung des Glockenkerns bereits begonnen hatte (Nr. 70, S. 67), und folglich seine Vorstellung von der Wanderung der Eizellen sich nur auf die Befunde an solchen und älteren Knospen stützte, so beschränkte sich meine abweichende Darstellung bisher auf dieselben Entwicklungsstufen. Nun kommt aber hinzu, daß, wie ich nachgewiesen habe, die Keimzone der weiblichen *Podocoryne* sich nicht in den Medusenknospen, sondern im Blastostyl befindet, und daß daher Eizellen schon in die allerjüngsten Knospen einwandern können, und zwar unter Umständen, die ein neues Moment zu der ganzen Frage liefern.

Da die Keimzone in der Regel teilweise, oft aber auch ganz mit der Knospungszone zusammenfällt, befinden sich deren Eizellen, ob sie nun im Ectoderm oder im Entoderm liegen, meist schon an denselben Stellen, wo erfahrungsmäßig Knospen hervorwachsen. Sobald letzteres geschieht, gelangen die im Bereich der Ausstülpung gelegenen Eizellen ganz passiv in die Knospe, teils sofort, teils im weiteren Verlauf des Ausstülpungsvorgangs. Und die Erfahrung lehrt, daß dieser frühe Import von Eizellen in die Knospen keine Ausnahme, sondern eine häufige Erscheinung ist (Fig. 4, 6, 7). Natürlich hängt es vom Zufall ab, an welche Stelle der Knospe die einzelne Eizelle durch jene passive Einfuhr gerät. Sind es die Seitenteile der Knospe, so können sich die schon beschriebenen verschiedenen Wege zur Reifungsstätte anschließen; ist es aber der Scheitel der Knospe, so ist jede weitere Wanderung der Eizelle ausgeschlossen. Denn der Scheitel des Entoderms wird ja durch die weitere Entwicklung der Knospe zur Spadixplatte und zum Spadix, von dem die Eizellen nur noch in das anliegende Ectoderm des Manubrium überzutreten haben; und der Scheitel des Ectoderms derselben jüngsten Knospen enthält in seiner tieferen Schicht, wo die importierten Eizellen normalerweise lagern, die Anlage des Glockenkerngrundes oder des Manubriumectoderms selbst[1]. Kurz, neben den gewöhnlichen Wanderungen der Eizellen von *Podocoryne* zu ihrer Reifungsstätte gibt es noch einen rein passiven Import derselben bis an ihr letztes Ziel, wobei alle beschriebenen Wege ausgeschlossen sind, und als einziges Movens der Ortsveränderung bei völliger Ruhe der Eizellen das Wachstum und die Entwicklungsvorgänge der Knospe erscheinen. Dies lenkt aber unsere Aufmerksamkeit notwendig auf

Die Ursachen der Wanderung der Eizellen. Wir sahen, daß Weismann gerade für *Podocoryne* eine völlig gebundene Marschroute für die zu ihrem Ziel hinwandernden Eizellen annahm (S. 23). Zur Erklärung dieser merkwürdigen Erscheinung stützte er sich teilweise auf seine Theorie der Keimstätteverschiebung und teils auf die analogen Erscheinungen bei den Wandervögeln und Wanderzellen. Nach jener Theorie fiel ursprünglich bei allen vollkommenen Hydromedusen die Keimstätte mit der Reifungsstätte im Ectoderm des Manubrium zusammen; dort ordneten sich die Eizellen in den vier Interradien an, nicht durch passive Wachstumsbewegungen, sondern vermittels einer Eigenbewegung »als Reaktion auf feinste Druckempfindungen« (Nr. 70 S. 278, 279), was an einer andern Stelle als »Willen oder Bewegungsinstinkt der Zellen« bezeichnet wird (S. 276). Dann begann aber eine phyletische Verschiebung der Keimstätte rückwärts, bei *Podocoryne* insbesondere in das Magenentoderm der Knospe, während die Reifungsstätte dieselbe blieb. Mit dieser Verschiebung entwickelte sich »die Gewohnheit der Keimzellen, gewisse Zeit nach ihrer Differenzierung wieder nach der althergebrachten Reifungsstätte zurückzukehren und diese Gewohnheit vererbte sich« (S. 272). Mit diesem vererbten Bewegungsinstinkt vermochten sie ihr Ziel, die Reifungsstätte, zu erreichen, indem sie »die Direktion instinktiv in sich tragen« (S. 275).

---

[1] Bei den später zu beschreibenden Medusen von *Pennaria cavolinii* ist diese passive Verlagerung der Eizellen sogar meistens der einzige Weg zu ihrer Reifungsstätte.

Die Voraussetzung Weismanns, daß alle Eizellen von *Podocoryne* durch aktive Wanderung von demselben Punkte und stets auf einem einzigen Wege zur Reifungsstätte gelangen, hat sich allerdings als irrig erwiesen, indem einige Eizellen dieses Ziel ganz passiv, ohne jede Eigenbewegung, die Mehrzahl immerhin auf mehreren verschiedenen Wegen erreichen. Dies macht aber die angegebene Hypothese noch nicht von vornherein gegenstandslos, da eben für jene Mehrzahl von Eizellen eine bestimmt gerichtete Eigenbewegung nicht schlechthin in Abrede gestellt werden kann. Doch ist für eine vollständige Klärung dieser Erscheinungen der Vergleich mit allen analogen Vorkommnissen bei andern Hydropolypen unerläßlich; und daher beschränke ich mich hier auf diejenigen Punkte, die sich aus der Entwicklungsgeschichte der Medusen und den Schicksalen ihrer Eizellen bei *Podocoryne carnea* erläutern lassen.

Über die passive Ortsveränderung derjenigen Eizellen, die nach meinen Befunden von ihrer ectodermalen Keimstätte im Blastostyl unmittelbar zum Scheitel der Knospe emporgehoben werden, bleibt hier nicht viel zu sagen übrig. Die Wachstumsbewegung des Ectoderms, die sie an jene Stelle bringt, verlagert sie auch weiterhin an das letzte Ziel, das Ectoderm des Manubrium (S. 28); eine Eigenbewegung derselben wäre dazu nicht nur überflüssig, sondern würde sie vermutlich bloß von der normalen Bahn ablenken. Dasselbe gilt für die, wie es scheint, noch häufigeren Fälle, in denen die Eizellen denselben Weg im Entoderm zurücklegen, wobei nur der gleich näher zu beschreibende Übergang aus einer Körperschicht des Blastostyls und der Knospe in die andre Schicht am Anfang und Ende des Weges eine Ausnahme von der passiven Ortsveränderung zu bilden scheint. Daß nun aber bei allen diesen passiven Transporten der Eizellen nicht bloß die Wachstumsbewegung der Knospe an sich wirksam ist, liegt auf der Hand; denn das Einhalten des normalen Weges bis zu dem stets gleichen Ziel ist ein Erfolg der richtenden Tätigkeit der bestimmten und stets gleichen Entwicklungsvorgänge (Formbildung der Knospe, des Glockenkerns, des Manubrium), also derjenigen Bedingungen, die nicht nur die Formbildung eines Körperteils, eines Organs, sondern auch den Transport und die definitive Lagerung der einzelnen Zellen bestimmen. Ich behalte dafür den schon vor Jahren von mir gebrauchten Ausdruck »Formbedingungen«.

Für die aktive Ortsveränderung der Eizellen sprechen zunächst ihre häufigen Übergänge aus einer Körperschicht in die andre. Nachdem ich selbst die Eizellen von *Eudendrium* in beiden Körperschichten des Polypen angetroffen (Nr. 28) und KLEINENBERG am lebenden Objekt nachgewiesen hatte, daß sie aus dem Ectoderm ins Entoderm und zurück wandern (Nr. 48), wird diese Tatsache überall dort anerkannt, wo die Eizellen in beiden Körperschichten angetroffen werden. Aber gerade jene einzigen unmittelbaren Beobachtungen von KLEINENBERG beweisen schon, daß jener aktive Wechsel der Lagerstätte der Eizellen mit einer gebundenen Marschroute nichts zu tun hat, und meine Beobachtungen an *Podocoryne* bestätigen dies auf das vollständigste, da der Wechsel an verschiedenen Stellen erfolgen oder ganz unterbleiben kann (S. 23, 26). Dagegen ist er zweifellos der sicherste Beweis für die Fähigkeit wenigstens junger Eizellen zu aktiven Ortsveränderungen, die denn auch während der eigentlichen Wanderungen der ersteren in der Knospe ohne weiteres zugegeben werden müssen. Nur läßt sich eine gleichzeitige Konkurrenz der passiven Ortsveränderung durch die wachsenden Körperschichten und Teile der Knospe gar nicht in Abrede stellen. Denn dieses Bewegungsmoment, das bei der Ortsveränderung der ersten apicalen Eizellen sich als das ausschließliche ergab, bleibt natürlich und nachweislich auch während der Wanderung der etwas später in die Knospen eingetretenen Eizellen in Wirksamkeit und muß daher notwendigerweise auch die Eigenbewegung der letzteren beeinflussen. Da nun vollends die Wachstumsbewegung der jüngsten Knospen tatsächlich distalwärts vom Blastostyl, also genau ebenso gerichtet ist, wie die Wanderung jener Eizellen, so fehlt jede Nötigung, ihnen für diese Richtung einen besonderen »Instinkt« zuzuschreiben, statt einfach in der bestimmten Bewegung der Knospenmasse eine Direktion, eine erste »Formbedingung« für die Selbstbewegung der einzelnen Eizelle anzuerkennen.

Und nicht anders liegt die Sache während der weiteren Wanderung derselben Zellen. Anfangs ist sie, wie ich hervorhob, einfach distalwärts gerichtet, ohne Bevorzugung einzelner Meridiane der Knospe (S. 25). Weiter oben werden aber die im Entoderm befindlichen Eizellen in die Täniolen abgelenkt, wofür mir der Grund sehr nahe zu liegen scheint; denn die interradialen Täniolen bedeuten zweifellos Wachstumsmaxima, gegen die ein Teil der Wachstumsbewegung der benachbarten radialen Streifen abgelenkt sein muß, was wiederum eine neue Formbedingung für die gleichsinnige Ablenkung der etwa in den Radien aufsteigenden Eizellen darstellt. Allerdings kommen seltene Ausnahmen vor, wo eine solche Ablenkung unterbleibt (S. 25); diese wie die übrigen fehlgegangenen Eizellen beweisen aber nicht mehr als sonstige Ausnahmen, daß nämlich die Regel im organischen Geschehen eben kein starres Prinzip ist. Einmal in den Täniolen angelangt, werden die Eizellen in einfachster Weise dadurch in die Spadixplatte oder den Spadix übergeführt, daß die Täniolen in diese letzteren Entodermteile einbezogen werden und deren Wachstum unterhalten (S. 14).

So erklärt sich gerade die von WEISMANN allein angenommene Marschroute der Eizellen im Entoderm der Knospe in einfachster und natürlichster Weise: sie werden wesentlich passiv, also mechanisch vorgeschoben und durch die gesetz- und regelmäßigen Formbedingungen der Knospenentwicklung wiederum rein mechanisch in die bestimmte, zum Manubrium führende Richtung gebracht und darin erhalten, ohne daß irgendeine und gar jene Hypothese vom Instinkt der Eizellen sich vernotwendigte. — Allerdings ist der letzte Schritt ihrer Wanderung, der Übergang aus dem Spadix oder den Radialschläuchen in das Ectoderm des Manubrium noch unerwähnt geblieben. Eine mechanische Erklärung für diesen Vorgang kann ich hier noch nicht geben, weil es dazu umfassender Vergleiche mit analogen Erscheinungen bei andern Hydropolypen bedarf, was erst am Schluß dieser Arbeit ausgeführt werden kann. Es genügt aber auch vorläufig die Überlegung, daß, wenn jene Hypothese vom Instinkt der Eizellen sich für ihre ganze übrige Wanderung als völlig überflüssig erweist, es an jedem Motiv fehlt, sie für jenen letzten Akt in Anspruch zu nehmen. Denn nicht die Bewegung der Eizellen an sich verlangte eine Erklärung, sondern ihr regelmäßiger Weg bis an das Manubrium-Ectoderm; und dafür liegt nunmehr eine genügende sachliche Erklärung vor.

Vollends unzulässig erscheint endlich jene Hypothese durch den Umstand, daß dabei überhaupt nur ein Teil aller in die Knospen gelangender Eizellen in Betracht kommt. Denn der WEISMANN allein bekannt gewordene Weg derselben durch das Entoderm wird von allen den Eizellen vermieden, die entweder von der Keimzone aus in das Scheitelectoderm der Knospe und von da in das Manubrium rein passiv verlagert werden, oder aus dem Außenectoderm der Knospe direkt in die ectodermalen Subumbrellarzipfel übertreten. Auch ist es leicht verständlich, daß diese letzteren Eizellen ebenso wie die im Entoderm wandernden lediglich durch die Formbedingungen der wachsenden Knospe dirigiert werden. Ihr Einrücken in die Interradien des Außenectoderms wird dadurch bedingt, daß dieses den entodermalen Täniolen entsprechend sich in mehr oder weniger vorspringenden interradiale Leisten verdickt und die Eizellen daher ebenfalls dorthin ablenkt (Fig. 32, 33); und dann bieten die offenen Täniolenfalten den ihnen gegenüberliegenden Eizellen einen natürlichen locus minoris resistentiae, in den sie hineinschlüpfen und dabei auch schon auf die Subumbrellarzipfel stoßen, in die sie alsdann auch wirklich eintreten.

Wie man sieht, findet sich unter den tatsächlich beobachteten Vorgängen während der Wanderung der Eizellen kein Punkt, wo die Hypothese Weismanns irgendwie notwendig erschiene. Ja, selbst wenn eine natürliche und empirische Erklärung des einzelnen Vorgangs ganz fehlte, bliebe jene Hypothese schon deshalb bedenklich, weil der angebliche Instinkt der Eizellen gar nicht als ein stets und gleich wirkender gedacht werden könnte. Was veranlaßt ihn denn völlig zu ruhen, wenn die Lage einer Eizelle in der Keimzone sie dazu bestimmt, an den Scheitel einer Knospe gehoben zu werden, da er von diesen erst bevorstehenden Lagebeziehungen doch nicht schon beeinflußt sein kann? Was veranlaßt ihn in den übrigen Fällen unter den mehrfachen, gleichzeitig offenstehenden und auch wirklich benutzten Wegen einen zu wählen und sich diesem besonders anzupassen?

Anderseits ist es leicht zu verstehen, warum Weismann das Bedürfnis empfand, seine Hypothese aufzustellen. Er kannte nur die wirklich wandernden und sich scheinbar genau an einen einzigen Weg haltenden Eizellen, deren Ziel ihm zudem ihre ursprüngliche Keimstätte zu sein schien. Eine solche merkwürdig geregelte und determinierte Wanderung mochte ohne eine noch so gewagte Hypothese völlig unerklärlich erscheinen. Mit dem Bekanntwerden der tatsächlichen Vorgänge, der Passivität eines Teils der Eizellen, der verschiedenen Wege der übrigen wandernden Eizellen und der sie dabei leitenden Knospenentwicklung wird die Hypothese, wie so oft in ähnlichen Fällen, überflüssig und selbst unmöglich.

Trotz allem könnte es immer noch wunderbar, d. h. erklärungsbedürftig erscheinen, daß die von mir angeführten Formbedingungen des Wachstums und der Entwicklung der Medusenknospen von *Podocoryne carnea* sowohl bei der aktiven wie der passiven Ortsveränderung der Eizellen und auf den verschiedensten von ihnen eingeschlagenen Wegen stets denselben Erfolg erzielen. Ich glaube aber, daß dies nicht wunderbarer ist als jede andre ständige Einrichtung eines Organismus und sich wie überall dadurch erklärt, daß die Ursachen der fraglichen Erscheinung, hier also die genannten Formbedingungen, stammesgeschichtlich und allmählich fixiert sind. Diese Auskunft ist natürlich erst dann wirklich befriedigend, wenn diese stammesgeschichtliche Entwicklung veranschaulicht werden kann, wie es für die Hydromedusen in einem späteren Abschnitt geschehen soll. Hier muß vorläufig die Einsicht genügen, daß die Erklärung der einzelnen Ontogenese nicht in ihr allein gesucht, sondern nur von einer vergleichenden Entwicklungsgeschichte aller verwandten Formen erwartet werden kann.

Die wandernden Eizellen von *Podocoryne carnea* bewegen sich teils aktiv, teils werden sie durch das Wachstum der sie enthaltenden Knospenteile passiv fortbewegt. Dabei erreichen sie normalerweise auf den verschiedensten Wegen dasselbe Ziel, das Ectoderm des Manubrium, nicht durch irgendeinen Instinkt, sondern nur dadurch, daß die mechanischen Formbedingungen der Knospenentwicklung die Bewegung überall auf jenes gemeinsame Ziel richten.

Auch für die interradiale Anordnung der Eizellen im Ectoderm des Manubrium wollte WEISMANN den Instinkt verantwortlich machen (S. 28, 29). Man wird aber über die wirklichen Ursachen dieser Anordnung nicht im Zweifel sein, wenn man weiß, daß beinahe alle Eizellen in den Interradien dahin gelangen und ebendort sich alsbald die interradialen Täniolen des Manubrium entwickeln, deren richtende Tätigkeit nur dieselbe sein kann wie im Magenentoderm (Fig. 48, 49, 52).

C. Die Entstehung der Hoden.

DE VARENNE hat die Keimstätte der männlichen Geschlechtszellen von *Podocoryne* ebenso wie diejenige der Eizellen im Entoderm des Blastostyls zu sehen geglaubt (Nr. 67, S. 674). WEISMANN bestritt dies und gab an (Nr. 70, S. 70), daß die Samenzellen unsrer Medusen erst im Ectoderm des Manubrium entstehen und zwar so, daß einzelne Zellen dieses anfangs einschichtigen und indifferenten Epithels anschwellen und einen vergrößerten Kern mit dunklerem Nucleolus bekommen; durch die rasche Vermehrung dieser Zellen entstehen dann die mehrfach geschichteten interradialen Hoden. Thallwitz glaubte Weismann bestätigen zu können (Nr. 65, S. 424). — Nach meinen Befunden ist der Widerspruch Weismanns gegen de Varenne durchaus berechtigt; von einer Einwanderung der Samenzellen aus dem Spadix in dessen ectodermalen Überzug habe ich nirgends eine Spur gesehen. Aber auch Weismanns und Thallwitzs positive Angabe kann ich nicht bestätigen.

Nachdem das Manubrium in den männlichen Medusenknospen angelegt ist, bleibt sein ectodermaler Überzug noch einige Zeit einschichtig; doch platten sich seine Zellen so weit ab, daß ihre Kerne entsprechende Vorragungen der freien Oberfläche verursachen (Fig. 61). Eine weitere Veränderung erscheint erst bei solchen Knospen, die schon Randwülste besitzen. Das Epithel hat sich in den Interradien etwas verdickt und besteht aus einer dünneren, äußeren Lage, die noch mit dem ursprünglichen Epithel übereinstimmt, und einer etwas unregelmäßigen, tiefen Zellenlage, deren rundlicheckige und größere Zellen eine dunkle Plasmazone um den großen Kern besitzen (Fig. 62). Die äußeren Zellen keilen sich teilweise zwischen die tieferen ein. Später vermehren sich die letzteren sehr rasch und erheben dadurch das Epithel zu vier interradialen Polstern oder eben den Hoden (Fig. 63). Die Hodenanlagen von *Podocoryne* bestehen also nicht einfach aus Samenzellen, sondern aus diesen und einem sie deckenden und stützenden Gewebe, worin sie gewissermaßen eingebettet sind.

Diese von Weismann nicht hervorgehobene Sonderung spricht natürlich für sich allein nicht dagegen, daß beide Zellenarten von dem ursprünglich einfachen manubrialen Ectoderm herstammten. Ich vermisse aber erstens einen Übergang von dem einfachen Epithel zu dem folgenden Zustand; die ersten Samenzellen erscheinen nicht als vergrößerte Elemente innerhalb der einfachen Zellenlage, wie es Weismann zeichnet (Nr. 70, Taf. XIX, Fig. 10), sondern, wie ich deutlich zu erkennen glaube, gleich unter der beschriebenen äußeren, dünnen Zellendecke, so daß ihre lokale Entstehung nach diesem Befunde mindestens unsicher bleibt. Den Ausschlag geben aber folgende, mehrfach wiederholte Beobachtungen.

Kurz vor dem Erscheinen der ersten Spermatoblasten im Manubrium zeigen die Subumbrellarzipfel der männlichen Medusenknospen von *Podocoryne* eine merkwürdige Verbindung mit dem Außenectoderm. Ihre Enden liegen dem letzteren nicht bloß dicht an, sondern hängen mit ihm kontinuierlich zusammen, und zwar durch eine kleine kompakte Zellenmasse, deren Kerne durchaus denen der beschriebenen Samenzellen gleichen (Fig. 61). Diese Zellenmasse liegt halb im Außenectoderm, wo sie von der Umgebung bisweilen scharf abgegrenzt ist, und halb im Subumbrellarzipfel selbst. Ist dieser Zusammenhang naturgemäß nur auf Längsdurchschnitten unzweideutig zu erkennen, so beweisen anderseits Querdurchschnitte, daß jene Samenzellenmasse tatsächlich in der Faltenbucht der Täniolen liegt (Fig. 60). — Da dies alles mehrfach beobachtet wurde, so handelt es sich nicht um eine Abnormität oder ein vereinzeltes täuschendes Bild, sondern um eine normale Erscheinung, die nur so gedeutet werden kann, daß in den Interradien des Außenectoderms der männlichen Medusenknospen Spermatoblasten entstehen, die direkt in die Subumbrellarzipfel und das manubriale Ectoderm übertreten.

Nun wäre es ja immer noch möglich, daß die Samenzellen von *Podocoryne* daneben noch an andern, von mir übersehenen Stellen, z. B. im manubrialen Ectoderm selbst, entstehen (WEISMANN); ich kann mich aber einstweilen nur an die mitgeteilten Beobachtungen halten, wonach die männlichen Podocorynen allerdings eine ectodermale Keimstätte besitzen, die aber nicht auf das Manubrium beschränkt ist, sondern sich im Außenectoderm der Knospe befindet.

Der unmittelbare Übergang der Samenzellen aus diesem Außenectoderm in die Subumbrellarzipfel bestätigt in erfreulicher Weise, daß die analoge Erscheinung in den weiblichen Medusenknospen (S. 26, 27) keine Anomalie darstellt. — Über die »Wanderung« der Samenzellen von ihrer Keimstätte bis zu ihrer Reifungsstätte ist kaum etwas zu sagen, da sie nur in einer einzigen, ununterbrochenen Zellenschicht erfolgt und eine so kurze Strecke umfaßt, daß sie eigentlich nur in einer Verschiebung der Keimzellenmasse über die Grenze des Außenectoderms besteht.

Ich habe die Entwicklung der Hydromedusen noch an mehreren andern Arten der Athecata verfolgt und gefunden, daß sie im ganzen mit derjenigen von *Podocoryne carnea* übereinstimmt. Es wird daher genügen, wenn ich über diese weiteren Befunde in abgekürzter Form berichte und hauptsächlich nur die Besonderheiten oder Abweichungen der einzelnen Arten hervorhebe.

2. **Syncoryne sarsi** (Taf. IV).

Die grundlegende Darstellung von der Entwicklung der Hydromedusen, die wir L. AGASSIZ verdanken, bezieht sich, wie bereits angegeben wurde (S. 2), auf eine *Syncoryne*, die entweder mit der von F. E. Schulze untersuchten *Syncoryne sarsi* identisch ist oder ihr sehr nahe steht. Trotzdem weichen die Angaben von Agassiz, dem sich Weismann für *Syncoryne sarsi* anschließt, von denen Schulzes merklich ab (s. S. 4). — Nach meiner eignen Untersuchung kann ich aber keine dieser Darstellungen ganz bestätigen; denn die Medusen von *Syncoryne sarsi* entwickeln sich in der Tat genau ebenso wie diejenigen von *Podocoryne*.

Die dicht an der Basis des Hydranthenköpfchens hervorsprossenden Knospen sind kugelig und von ihm durch eine Einschnürung abgesetzt (Fig. 64). Ihre innere Entwicklung beginnt weder mit dem Glockenkern, noch mit einer primären Entodermlamelle, sondern mit den zipfelförmigen ersten Anlagen der vier Radialschläuche. Man kann ihre getrennten Kuppen deutlich erkennen, bevor eine Spur von einem Glockenkern zu finden ist, so daß an der selbständigen und namentlich vom Glockenkern unabhängigen Bildung der Radialschläuche und an der Abwesenheit eines zweischichtigen Entodermbechers nicht gezweifelt werden kann. Sobald der Glockenkern sich zwischen die weiter auswachsenden Schläuche eingesenkt hat, erscheinen seine Zellen sehr deutlich radiär gestellt (Fig. 65). Auch an diesen jungen Knospen, die kaum größer sind als die zuerst beschriebenen, kann ein mittlerer Längsdurchschnitt, der den Glockenkern und zwei einander gegenüberliegende Radialschläuche getroffen hat, eine zweischichtige, primäre Entodermlamelle vortäuschen, bis die Durchsicht der ganzen Serie die Diskontinuität der Lichtung des vermeintlichen Bechers aufdeckt. Noch besser zeigen sich die getrennten Radialschläuche in Serien mit interradialer Schnittrichtung (Fig. 66).

Wie bei *Podocoryne* ist der Glockenkern vierkantig; doch stehen die Schläuche nicht selten so weit auseinander, daß die dazwischenliegenden Kanten des Glockenkerns sich merklich abstumpfen (vgl. *Tubularia*, *Obelia*, *Clytia*). Eine Verbindung zwischen ihnen und dem ihnen anliegenden Außenectoderm findet niemals statt, wogegen ihre unmittelbaren Fortsetzungen, die vier Subumbrellarzipfel, eine solche Verbindung in gewissen Fällen allerdings eingehen (s. u.). — Der Spadix stülpt sich früher aus als bei *Podocoryne* und ebenso erreicht der subumbrellare Sack sehr bald den Grund der Knospe, so daß deren Stiel aufs äußerste verkürzt ist. Die Bildung der Umbrellarplatten und des Ringkanals, des Velum und der Organe des Glockenrandes geht im allgemeinen ebenso vor sich wie bei *Podocoryne*. Die Fig. 68 zeigt noch deutlicher als die entsprechenden Durchschnitte von *Podo* *coryne* (Fig. 53), daß der über der Velumanlage befindliche Raum keine von einem ununterbrochenen Rande umschlossene Einstülpung ist; denn da der Schnitt nur links durch einen Randwulst, rechts aber interradial zwischen zwei solchen Wülsten hindurchgeht, fehlt dort eine seitliche Begrenzung der vermeintlichen Einstülpung vollständig. Endlich wäre noch zu bemerken, daß die Tentakel der Medusenknospen von *Syncoryne* von Anfang an hohl sind.

Abgesehen von der merkwürdigen Beobachtung von Agassiz, daß seine *Syncoryne mirabilis* im Anfange des Jahres frei werdende Medusen, zum Ende der Brutzeit jedoch unvollkommene Medusenknospen erzeugt, die während ihres sessilen Lebens geschlechtsreif werden (Nr. 1, S. 189, 203)[1], wird wenigstens für *Syncoryne sarsi* übereinstimmend angegeben, daß ihre Medusen erst lange nach ihrer Ablösung geschlechtsreif werden und daß die beiderlei Geschlechtsprodukte im ectodermalen Überzug des Manubrium entstehen. Weismann fügt hinzu, daß dieser Überzug auch bei den ältesten Knospen einschichtig sei. — Danach wäre es aussichtslos, in den Medusenknospen von *Syncoryne sarsi* nach irgendwelchen Keimzellen oder Anlagen der Gonaden zu suchen. Dies trifft aber nicht zu.

Der Epithelüberzug des Manubrium verhält sich bei allen Knospen von *Syncoryne sarsi* im allgemeinen ebenso wie bei den männlichen Medusenknospen von *Podocoryne*. Anfangs ist er eine einfache Zellenlage; dann wird er vacuolisiert und aufgelockert, und in den vier Interradien mehr oder weniger verdickt. Dort sieht man auch über und zwischen den tieferliegenden, etwas größeren Zellen das zellige Zwischengewebe, das ich bereits von *Podocoryne* beschrieb, so daß man in jenen neu auftretenden größeren Zellen ebenfalls Keimzellen erblicken darf. Bei genauerer Untersuchung lassen sich aber doch zwei Typen dieser Sonderung unterscheiden. 1) In der Mehrzahl der von mir untersuchten *Syncoryne*-Stöckchen zeigte sich die fragliche Sonderung erst bei den ältesten Medusenknospen, deren Tentakel schon in die Subumbrellarhöhle vorgedrungen sind, und ferner in geringerem Grade entwickelt[2]; weiterhin verwischen sich die interradialen Verdickungen und in den ältesten Medusen mit fertiger, gallerthaltiger Umbrella ist das Epithel ganz gleichmäßig und im Bereich der größten Erweiterung des birnförmigen Manubrium deutlich mehrschichtig. Die Zellen sind aber kleiner als früher. 2) In den übrigen Stöckchen hatte die Sonderung viel früher begonnen, nämlich vor dem Auftreten der Randwülste; die tieferliegenden Keimzellen sind größer als in den vorher beschriebenen Fällen und behalten diese Größe auch in älteren, mit Tentakeln versehenen Knospen (Fig. 70), während gleichzeitig die interradialen Verdickungen desselben Epithels deutlicher hervortreten.

---

[1] Nach Hincks (Nr. 45, S. 55) ist die von Wright beschriebene ebenfalls sessile Medusen tragende *Syncoryne gravata* mit der Agassizschen Form identisch.

[2] Vielleicht hatte Weismann gerade ein solches Stöckchen vor sich, dessen größte Medusenknospen aber noch nicht so alt waren wie die hier beschriebenen.

Diese Verschiedenheit der Sonderung des äußeren Manubriumepithels würde kaum eine besondere Beachtung beanspruchen können, wenn nicht die beiden von mir unterschiedenen Typen nicht noch mit andern Merkmalen ausgestattet wären. Bei den unter 1) beschriebenen Medusenknospen, deren Manubriumüberzug am längsten indifferent bleibt, sind die Subumbrellarzipfel mit dem Außenectoderm verlötet, und in dem letzteren liegt an derselben Stelle, gerade so wie bei der männlichen *Podocoryne*, ein Haufen von zusammengedrängten und etwas dunkleren kleinen Zellen (Fig. 71), deren Einwanderung in die Zipfel und mithin in jenen Überzug des Manubrium wahrscheinlich ist und nur infolge der geringen Sonderung der Zellen und ihrer Kleinheit nicht verfolgt werden kann. Diese Übereinstimmung mit der männlichen *Podocoryne* macht es schon mehr als wahrscheinlich, daß die Medusenknospen 1 von *Syncoryne sarsi* ebenfalls männliche und ihre aus dem Außenectoderm in das Manubrium einwandernden Keimzellen Samenzellen sind. Zur Gewißheit wird dies aber durch eine nähere Untersuchung der andern Knospen erhoben.

In den Knospen 2 ist die Verbindung der Subumbrellarzipfel mit dem Außenectoderm kaum angedeutet, und in den letzteren fehlen die als Samenzellen angesprochenen dichten Zellengruppen vollständig. Dagegen fand ich solche Zellen, wie sie im Grunde des Manubriumüberzugs vorkommen, auch im interradialen Entoderm unter dem Spadix und in diesem selbst (Fig. 67), und habe sogar den Übertritt derselben aus dem Spadix in das Außenepithel des Manubrium direkt beobachtet (Fig. 69). Dies charakterisiert sie hinlänglich als Keimzellen; und nachdem ich in den schon beschriebenen jungen Medusenknospen unsrer *Syncoryne* zwei ganz unzweideutige Eizellen innerhalb des Magenentoderms angetroffen habe (Fig. 65, 66), halte ich es für sicher, daß auch die vorher beschriebenen entodermalen Keimzellen jüngste Eizellen sind. Dies bestätigt aber den männlichen Charakter der Knospen 1.

Bei *Syncoryne sarsi* wandern also Samenzellen aus dem Außenectoderm der Medusenknospen in die Subumbrellarzipfel ein, während Eizellen aus dem Magenentoderm in den Spadix und durch diesen erst in dessen ectodermalen Überzug gelangen.

3. Bougainvillea fruticosa (Taf. IV).

Sowie Agassiz die Entwicklung der Medusen von *Bougainvillea superciliaris* mit derjenigen von *Syncoryne mirabilis* übereinstimmend fand (Nr. 1, S. 290), so verläuft nach Weismann auch die Medusenbildung von *Bougainvillea ramosa* ganz ähnlich wie bei *Podocoryne carnea* (Nr. 70, S. 113). Wenn ich nun dasselbe für *Bougainvillea fruticosa*[1] wiederhole, so bedeutet es natürlich etwas ganz andres, da ich auf Grund meiner Untersuchungen von *Podocoryne* und *Syncoryne* die Existenz der primären Entodermlamelle, die bisher für alle Hydromedusen angenommen wurde, und die ganze von ihr abgeleitete Entwicklung der Radialkanäle, der Umbrellarplatten und des Ringkanals durchaus bestreite. Die Medusen von *Bougainvillea fruticosa* entwickeln sich also nach meinen Befunden im allgemeinen ebenso, wie ich es für die letztgenannten Arten angegeben habe, so daß ich außer der Gonadenbildung nur wenige Besonderheiten hervorheben werde.

Die zipfelförmigen Ausläufer der Magenrinnen habe ich sehr deutlich an ganz jungen Medusenknospen von *Bougainvillea fruticosa* gesehen, deren ectodermaler Scheitel allerdings schon verdickt, aber noch nicht als Glockenkern zwischen jene Zipfel eingesenkt war, sondern noch glatt über die sie trennende Kerbe hinwegzog (Fig. 72) — ein evidentes Zeugnis dafür, daß die Radialschläuche ganz unabhängig von der Bildung des Glockenkerns entstehen. — Die Aushöhlung des letzteren, die, wie schon Weismann bemerkte, frühe beginnt, geht unregelmäßig vor sich, so daß gelegentlich noch in nicht mehr ganz jungen Knospen zarte Zellennetze den Raum der Glockenhöhle durchziehen (Fig. 73). Die Radialschläuche sind oft durch merkliche Zwischenräume voneinander getrennt, so daß das Außenectoderm und das Subumbrellarepithel sich interradial berühren. Das Außenectoderm ist in den früheren Entwicklungsperioden namentlich interradial, wo es sich in die Furchen zwischen den Radialschläuchen einsenkt, stark verdickt und mehrschichtig, was sich erst in den älteren Medusenknospen, wahrscheinlich infolge des Wachstums der Umbrella wieder verliert. — Das Manubrium erhebt sich zeitig, wächst aber ungleich in die Höhe. Seine

---

[1] Ich erhielt diese Form unter dem angegebenen Namen aus Neapel, vermag aber ihren Unterschied von *Bougainvillea ramosa* nicht sicher zu bestimmen. Haeckel führt beide Namen als Synonyma auf (Nr. 35, S. 80).

Lichtung wird namentlich in der proximalen Hälfte durch vier interradiale Täniolen, Fortsetzungen der Täniolen des Magenentoderms kreuzförmig verengt (Fig. 76); und so lange beide bestehen, kann auch der Centralmagen auf Längsdurchschnitten unkenntlich werden. — Die acht Tentakel der Medusenknospen von *Bougainvillea fruticosa* entstehen paarweise an jedem der vier Randwülste, indem er an der Spitze gabelig auswächst (Fig. 74).

Gerade bei *Bougainvillea* glaubte Weismann gesehen zu haben, daß das Velum durch eine Einstülpung des apicalen Außenectoderms gegen den Glockenkern entstehe, indem der Boden der Einstülpung und die Decke des Glockenkerns zu einer, später central durchbrechenden Schlußplatte der Glockenhöhle zusammenstießen (Nr. 70, S. 113, 114). Diese Auffassung ist, wie ich es schon für *Podocoryne* und *Syncoryne* ausführte (S. 15, 36, 37), nicht zutreffend. Die Scheitelfläche des Glockenkerns und das darüber liegende apicale Außenectoderm bleiben von Anfang an aneinandergepreßt und bilden daher zur selben Zeit, wann die Glockenhöhle entsteht, deren obere Schlußplatte oder eben die Anlage des Velum. Es könnte sich also nur darum handeln, ob diese Platte sich später von der Oberfläche in die Tiefe einsenkt. Eine solche Annahme beruht aber, wie bei *Podocoryne* und *Syncoryne*, so auch bei *Bougainvillea* auf einer Täuschung, indem die einander gegenüberliegenden Randwülste auf radialen Längsdurchschnitten wie die Wand einer Einsenkung aussehen. Jeder interradiale Längsdurchschnitt zeigt dagegen bei *Bougainvillea*, ebenso wie bei andern Hydromedusen, daß die vermeintliche Wand viermal unterbrochen ist, d. h. aus getrennten Teilen oder eben den Randwülsten besteht. Mit jener Täuschung hängt es denn auch zusammen, daß die Randwülste als solche bisher ganz übersehen wurden.

Über die Entstehung der Gonaden von *Bougainvillea* finden sich bei Weismann folgende Angaben (Nr. 70, S. 114). Noch vor dem Erscheinen der Tentakel beginne eine Wucherung der Ectodermzellen des Manubrium; sie werden größer, plasmareicher und ordnen sich in zwei Schichten an, ohne jedoch — nach Weismanns Abbildung Taf. XIII, Fig. 13 — unter sich verschieden zu sein. Diese »Keimzellen« zeigten sich in allen größeren Knospen in der gleichen Form, so daß nach Weismanns Ansicht beiderlei Geschlechtszellen aus gleichen Urkeimzellen hervorgehen und ihre divergente Ausbildung erst nach der Ablösung der Meduse vom Stock eintreten kann. Jedenfalls sei es Tatsache, daß die Geschlechtszellen nicht schon in der ersten Anlage der Medusenknospe vorgebildet sind wie bei *Podocoryne*, sondern daß sie sich erst später bilden, und zwar »aus jungen Ectodermzellen des Manubrium der nahezu zur Loslösung reifen Meduse«.

Ich kann diese Angaben nicht bestätigen. Erstens finde ich verschiedene Anlagen für die Eierstöcke und die Hoden, so daß Weismanns Befund sich nur auf eine Art von Gonaden beziehen kann. Ferner bleibt die erste Anlage beider Gonaden während der ganzen Medusenentwicklung keineswegs unverändert, sondern unterliegt einer gewissen fortschreitenden Ausbildung; und endlich entsteht wenigstens ein Teil der Keimzellen ganz bestimmt außerhalb des Ectodermüberzugs des Manubrium.

In freien weiblichen Medusen von *Bougainvillea* fand ich am Manubrium vier interradiale polsterförmige Ovarien, die im Querdurchschnitt nur wenige größere und kleinere Eizellen zeigten, vollständig in ein kleinzelliges Gewebe eingebettet, das in jedem Interradium in ein einfaches Cylinderepithel übergeht (Fig. 76). In vielen von den ältesten Medusenknospen des Stockes war das Außenepithel des Manubrium ähnlich gebildet, aber insofern viel weniger deutlich, als die größeren Zellen mit hellem großen Kern und dunkler Plasmazone sich nur teilweise gut von den übrigen sie einschließenden, kleineren und indifferenteren Zellen unterscheiden ließen. Der Vergleich mit den beschriebenen älteren Ovarien läßt aber keinen Zweifel zu, daß jene größeren Elemente wirklich sehr junge Eizellen sind. Ihrer geringeren Größe entsprechend liegen sie oft in bedeutenden Abständen voneinander; aber sie sind, wie mir schien, ebenso zahlreich wie die Eier der freien Medusen. Je jünger die weiblichen Medusenknospen sind, desto spärlicher sind die Eizellen in ihrem Manubrium vorhanden, während die Zellen, die sich später in das Zwischengewebe verwandeln, ein einfaches Außenepithel des Manubrium darstellen. Die ersten dieser Eizellen des Außenepithels fand ich jedoch schon an Medusenknospen, deren Randwülste noch keine Tentakel gebildet hatten. Sie zeigen sich also früher als die Differenzierung der von Weismann beobachteten Keimzellen beginnt.

Die Eizellen von *Bougainvillea fruticosa* entstehen jedoch nicht im Außenepithel des Manubrium, sondern wandern aus dem Entoderm dorthin ein. Ich habe sie nicht nur im Spadix und den unmittelbar angrenzenden Entodermabschnitten angetroffen, sondern ihren Übertritt ins Manubrium-Ectoderm mehrfach gesehen (Fig. 75). An welcher Stelle des Entoderms sie entstehen, konnte ich nicht feststellen; ähnliche Bilder wie bei *Syncoryne* (S. 38) habe ich allerdings gesehen, doch war die Eizellenbildung nicht gerade evident.

Ganz anders verläuft die Bildung der Spermarien, von denen ich übrigens nur zwei Stadien beobachten konnte. Diejenigen tentakellosen Medusenknospen, die keine Eizellen enthalten, haben ein ganz einfaches, gleichmäßiges Außenepithel am Manubrium. Nachdem die Tentakel hervorgewachsen sind, fand ich jenes Epithel immer fest zusammengeschlossen, aber seine Zellen waren in der proximalen Hälfte des Manubrium bedeutend größer als in der distalen Hälfte. In noch älteren Knospen waren nun diese größeren proximalen Zellen zu einem unregelmäßigen, vorspringenden Wulst zusammengedrängt, der von einer Fortsetzung des kleinzelligen distalen Epithels bedeckt war (Fig. 77). Daß es sich dabei wirklich um eine Hodenbildung handelte, kann nach den Beobachtungen über die Entwicklung der Ovarien wohl kaum in Zweifel gezogen werden. Daraus folgt aber, daß die Samenzellen von *Bougainvillea* in der Tat im Außenepithel des Manubrium entstehen, wie es Weismann für beiderlei Keimzellen annahm.

4. Dendroclava dohrni (Taf. IV).

Der von mir untersuchte Stock stammt ebenso wie die von Weismann beschriebene *Dendroclava dohrni* aus Neapel und gehört wahrscheinlich dieser selben Art an, obgleich ich an meinem Stück einige Abweichungen von der Weismannschen Diagnose feststellen konnte. So ist, was Weismann nicht erwähnt, der ganze Stock fasciculiert, indem alle Haupt- und Seitenstiele eine Strecke weit miteinander verbunden bleiben. Ferner knospen die Medusen nicht nur einzeln (Weismann), sondern oft gruppenweise an den Seitenästen, besitzen stets mehr als acht Tentakel usw.

Über die Entwicklung der Medusenknospen von *Dendroclava dohrni* macht Weismann nur wenige Angaben. »Zuerst wächst der Glockenkern als ein hohler kugliger Sack dem Entoderm entgegen, dieses aber erhebt sich zunächst nur in seiner Peripherie teils passiv, teils aktiv, d. h. durch Wachstum zur Entodermlamelle mit den vier Radialkanälen, und die schon geräumige Glocke schließt einen leeren Raum ein. Erst jetzt wächst dann vom Boden desselben der Magenstiel als flacher konischer Hügel empor.« »Bevor er sich erhebt, ist von Sexualzellen durchaus nichts zu sehen, auch so lange er noch niedrig ist, liegen weder in seinem Entoderm noch im Ectoderm irgendwie ausgezeichnete Zellen« (Nr. 70, S. 27). Nachher zeigten sich aber die ersten Keimzellen als größere und granulierte Elemente im Ectoderm des Manubrium, die die übrigen zwischen ihnen befindlichen und unveränderten Epithelzellen teils in die Tiefe, und teils an die Oberfläche verdrängen. Diese wegen ihrer Größe als Eizellen anzusprechenden Elemente ordnen sich in vier Längswülsten an, die die vier Seitenflächen des vierkantigen Manubrium bedecken (Nr. 70, S. 28).

Jene Beschreibung der ersten Anlagen in den Medusenknospen von *Dendroclava* ist insofern unvollständig, als weder die becherförmige Einbuchtung des Entoderms durch den Glockenkern, noch die Entstehung der Radialkanäle durch die interradialen Verschmelzungen der beiden Entodermblätter ausdrücklich erwähnt sind. Nachdem aber WEISMANN in einem einleitenden Kapitel es schlechthin als Tatsache hingestellt hat, daß alle wirklichen Hydromedusen jene schon mehrfach beschriebene Entwicklung durchlaufen (N. 70, S. 17), muß dies auch für *Dendroclava* gelten. Dies trifft aber natürlich nicht zu; die Medusenbildung von *Dendroclava* vollzieht sich vielmehr genau so, wie ich es für *Podocoryne*, *Syncoryne* und *Bougainvillea* schon angegeben habe. Es fehlt also bei *Dendroclava* ebenfalls ein doppelwandiger, vom Glockenkern eingestülpter und erst sekundär viergeteilter Entodermbecher, und die Medusenbildung wird dort wiederum durch vier von Anfang an getrennte, aus Täniolen und Magenrinnen hervorwachsende Radialschläuche eingeleitet, zwischen die sich der anfangs solide Glockenkern einsenkt.

Die Fig. 78—80 zeigen einige für die Bildung der Radialschläuche bezeichnende Durchschnitte. In dem Längsdurchschnitt Fig. 78 erscheinen die Anlagen der Schläuche unter und neben dem noch ganz flachen Glockenkern erst zipfelförmig; dafür sind aber unter ihnen die brückenförmigen schrägen Anschnitte zweier Täniolen und Magenrinnen zu sehen, woraus also hervorgeht, daß diese Teile unabhängig vom Glockenkern entstehen und anderseits unmittelbar in die Radialschläuche auslaufen. Von den Querdurchschnitten einer nur wenig älteren Medusenknospe (Fig. 79, 80) zeigt der erste die außerordentlich weiten und beinahe cylindrischen, einander nur teilweise berührenden Radialschläuche nebst dem in dünne Kanten ausgezogenen Glockenkern, der andre, tiefere Durchschnitt die schon faltenförmig gewordenen Täniolen und in einem Quadranten den äußersten Anschnitt der Spadixplatte, woran man deutlich sieht, wie die Täniolen sich paarweise zu einem Radialschlauch zusammenschließen und zugleich in die Spadixplatte übergehen. — Der Glockenkern höhlt sich allerdings frühzeitig aus, ist aber niemals ein kugeliger Sack, wie es die Längsdurchschnitte vortäuschen, sondern, wie wir schon sahen (Fig. 79), von Anfang an scharf vierkantig, infolge seiner Anpassung an die stark gewölbten

Radialschläuche. Die im Entstehen begriffene Glockenhöhle zeigt ebenso wie bei *Bougainvillea* (S. 39) nicht sofort glatte Wände, sondern ist von lockeren Zellensträngen durchzogen, so daß der Glockenkern den Zustand eines aufgelockerten Füllgewebes durchläuft, ehe eine vollkommene Glockenhöhle erscheint.

Die weitere Umbildung der Radialschläuche zu den Radialkanälen und den Umbrellarplatten, die Entstehung des Ringkanals, der Subumbrellarzipfel u. s. f. erfolgt ebenso, wie es für *Podocoryne* ausführlich beschrieben wurde. Fig. 82 zeigt den weiten Ringkanal mit den Erweiterungen in den Radien, wo die Radialkanäle einmünden und die Randwülste entspringen (s. S. 16). — Wie schon bemerkt, zeichnen sich unsre Medusen durch die größere Zahl ihrer Tentakel aus. Sie entstehen jedoch nicht alle gleichzeitig, sondern anfangs treten wie bei *Podocoryne* und *Syncoryne* in der Fortsetzung der vier Radialschläuche nur vier Randwülste hervor, aus deren Scheiteln je ein Tentakel hervorzuwachsen beginnt. In der Regel geht nun die Vermehrung der Tentakel so vor sich, daß in den allmählich erweiterten Abständen zwischen den vier ersten Randwülsten sich ebenso viele neue dreieckige Anlagen von Wülsten und Tentakeln entwickeln, so daß vier stärkere und vier schwächere Tentakelanlagen miteinander abwechseln (Fig. 83). Diese Achtzahl mag oft die dauernde bleiben, doch kann dies nach meinen Beobachtungen nicht die Regel sein; denn meist fanden sich noch ein bis drei weitere Tentakelanlagen zwischen den acht ersten eingekeilt. Diese Vermehrung geschah aber nicht nur durch Interpolation, sondern auch durch eine Spaltung der ersten Randwülste, wie sie bei *Bougainvillea* ganz regelmäßig eintritt. Man kann daher sagen, daß bei allen bisher besprochenen Medusen die typische Grundzahl der Randwülste und Tentakel vier ist, die entweder erhalten bleibt (*Podocoryne*[1], *Syncoryne*) oder durch Spaltung und Interpolation der Wülste auf acht (*Bougainvillea*) und mehr (*Dendroclava*) vermehrt wird.

Bezüglich der Keimzellen und Gonaden von *Dendroclava* sei vorweg bemerkt, daß ich Weismanns Angabe bestätigen kann, daß sie in den Knospen und in der Anlage ihrer definitiven Reifungsstätte entstehen. In andern Einzelheiten weiche ich von ihm ab. Vor allem sei hervorgehoben, daß die Differenzierung der Keimzellen nicht erst an dem bis zu einer gewissen Höhe hervorgewachsenen Manubrium beginnt, sondern schon an dessen Anlage in dem noch ebenen Boden der jungen

---

[1] Grobben bekundet die Vierzahl der Tentakel für *Podocoryne*, während Allman und Hincks die Achtzahl als die regelmäßige angeben.

Glockenhöhle, der nur interradial sich in die Subumbrellarzipfel hinabsenkt (Fig. 81). Eben dort, in den Interradien jenes ectodermalen Bodens, erhebt sich das Epithel zu vier kurzen, aber stark gewölbten Wülsten, die bis in die Zipfel hinabreichen, die Mitte des Bodens aber nicht erreichen. Sie bestehen aus vergrößerten, namentlich verlängerten Zellen mit etwas dunklerem Protoplasma und großen hellen Kernen. Der gewölbten Oberfläche des Wulstes entsprechend ist ihre Form etwas keilförmig; dabei können sie sich so aneinander verschieben, daß sie zwei unregelmäßige Schichten zu bilden scheinen. Dies ist aber weder die Regel noch dauernd; denn sobald der Glockenhöhlenboden sich zum Manubrium hervorzuwölben beginnt und die vier Gonadenwülste sich in dessen proximaler Hälfte strecken, bestehen sie nur aus einer einzigen geschlossenen Lage ganz gleicher Zellen (Fig. 84). Erst an älteren Medusenknospen, deren Keimzellen kugelig geworden und grob granuliert sind, habe ich einige Zellen der zwischen den Gonaden liegenden einfachen Epithelstreifen teils über, teils zwischen die Keimzellen vorrücken sehen, und zweifle daher nicht, daß diese zuletzt ebenso wie bei *Podocoryne* und *Syncoryne* von einem Zwischengewebe umgeben werden. — Ich habe ebenso wie Weismann bei *Dendroclava* nur einerlei Keimzellen gesehen, die ich schon nach ihrem zuletzt beschriebenen Aussehen ebenfalls für Eizellen halte.

Die Eizellen von *Dendroclava* zeigen sich zuerst in dem ebenen Glockenhöhlenboden, der später zum Außenepithel des Manubrium wird, und zwar in vier interradialen Wülsten, die bis in die Subumbrellarzipfel reichen. Trotzdem habe ich ihre Einwanderung an diesen Stellen, also auf dem bei *Podocoryne* und teilweise auch bei *Syncoryne* benutzten Wege, von andern Knospenteilen her nicht nachweisen können und halte sie daher für Erzeugnisse ihrer späteren Reifungsstätte, wenngleich ihre Entstehung der Bildung des Manubrium zeitlich vorausgeht.

5. **Perigonimus repens** (?).

Das mir vorliegende, aus der Nordsee stammende Stöckchen von *Perigonimus* habe ich nicht ganz sicher als *Perigonimus repens* bestimmen können. Dadurch wird aber das Ergebnis meiner Untersuchungen an den Medusenknospen dieses Hydropolypen kaum berührt; denn es läuft im wesentlichen darauf hinaus, daß diese Medusen in keinem Punkte ihrer Entwicklung eine nennenswerte Abweichung von den bisher besprochenen Medusen der Athecata zeigen. Deshalb habe ich auch nicht die Absicht, jene Entwicklung, obgleich ich sie ausreichend verfolgt habe, näher zu beschreiben. So sei denn auch nur betont, daß die Grundlagen des Medusenbaues auch bei *Perigonimus* neben dem Glockenkern die von vornherein getrennten, aus den Magenrinnen und Täniolen der jungen Knospen hervorwachsenden Radialschläuche sind. — In den jüngeren Knospen werden die Entodermhöhlungen meist dadurch verschlossen, daß die distalen Hälften der Entodermzellen in jene Räume weit vorragen, dann sich teilweise ablösen, miteinander mehr oder weniger verbacken und die Lichtung des Magens und des Spadix wie mit einem Brei ausfüllen. Ähnliches sah ich auch in den Keimträgern andrer Hydropolypen.

Die Keimbildung beginnt, sowie es schon WEISMANN beschreibt (Nr. 70, S. 117, 118), sehr spät, in den beinahe fertigen Medusen; wenigstens glaube ich ebenso wie WEISMANN, daß die Zellenanhäufungen, die sich stellenweise im Grunde des manubrialen Ectoderms zeigen, auf noch wenig differenzierte, aber wahrscheinlich männliche Keimzellen zu beziehen sind. Danach wären die Medusenknospen von *Perigonimus* die einzigen unter den von mir untersuchten Athecata, deren Keimzellen ohne jede Einschränkung an ihrer definitiven Reifungsstätte entständen.

6. **Pennaria cavolinii** (Taf. IV, V).

Pennaria cavolinii erzeugt bekanntlich an ihren Hydranthenköpfchen Geschlechtsindividuen, die in ihrem Bau im allgemeinen mit Hydromedusen übereinstimmen, aber dauernd sessil bleiben und auf den späteren Entwicklungsstufen gewisse Rückbildungen erfahren. Auch die Entwicklung dieser »Medusoide« soll nach WEISMANN sich derjenigen anschließen, die er für die vollkommenen Hydromedusen geschildert hat (Nr. 70, S. 123—126). Durch die Einsenkung des Glockenkerns in den Entodermsack wird ein doppelwandiger Becher des letzteren gebildet, der durch vier interradiale Verwachsungen in vier Radialkanäle und die einschichtigen Entodermlamellen übergeht. Der Glockenkern, dessen Zellen frühzeitig eine chemische Verschiedenheit vom Außenectoderm erkennen lassen, spaltet sich in ein Subumbrellarepithel und den mehrschichtigen Überzug des Manubrium, worauf dieser sich in den weiblichen Tieren in die Eizellen nebst Nährzellen und ein dünnes Deckepithel sondert. Ein Ringkanal und vier Tentakel-Bulbi werden ebenfalls gebildet. — In der Folge schließen sich die Radialkanäle und verdünnen sich die Epithelschichten des Glockenkerns; die Nährzellen schwinden durch Atrophie. — Die männlichen Medusoide und namentlich ihre Gonaden sind anfangs von den weiblichen nicht zu unterscheiden. —

Thallwitz bestätigte Weismann ohne Einschränkung (Nr. 65, S. 409). Cerfontaine wiederholte und ergänzte jene Angaben (Nr. 11, S. 295—298). Auch der Ringkanal schwinde bald, während in den Lichtungen der Tentakel-Bulbi sich geschichtete Concretionen einfinden. Später entwickle sich eine wirkliche Subumbrellarhöhle, deren Decke (Velum) eine Öffnung erhält. Endlich beschreibt Cerfontaine an den Medusoiden von *Pennaria* dieselben radialen und interradialen Verlötungen des Subumbrellarepithels mit dem umbrellaren Entoderm, die Schulze bei *Syncoryne* auffand, so daß dadurch die Übereinstimmung der Medusoide von *Pennaria* mit vollkommenen Medusen verstärkt wird.

Nach meinen Untersuchungen verläuft die Entwicklung der Medusoide von *Pennaria* allerdings ebenso, wie die von mir geschilderte Entwicklung der sich ablösenden und freilebenden Hydromedusen; ebendeshalb kann ich die grundsätzlich abweichenden Angaben Weismanns und Cerfontaines über eine zweischichtige Entodermlamelle als Grundlage der umbrellaren Entodermteile nicht bestätigen.

Die kleinsten, aus dem Hydranthenköpfchen noch wenig hervorragenden weiblichen Medusoidknospen erscheinen im ganzen noch als halbkuglige Ausstülpungen, zeigen aber bei genauerer Untersuchung doch schon gewisse bemerkenswerte Ansätze zur weiteren Entwicklung (Fig. 85). Der verdickte Scheitel des Ectoderms ist durch rege Zellteilung mehrschichtig geworden und die tieferen Schichten haben sich durch die Beschaffenheit ihrer Zellen von der äußeren Schicht, einer unveränderten Fortsetzung des übrigen Ectoderms, gesondert. Die meisten jener tieferliegenden Zellen sind größer als die übrigen Ectodermzellen, kuglig und mit einem großen Kern versehen, der meist von einer dunklen Plasmazone umgeben ist; sie sind also eigentlich schon so beschaffen wie die jungen Keimzellen im künftigen Manubrium (s. u.). Ich sehe daher in dieser tieferen Ectodermschicht des Scheitels nicht schlechtweg die Anlage eines Glockenkerns (Weismann), sondern zugleich ein Keimzellenlager. Da es die allerjüngsten Eizellen enthält und ihre Zahl später im Manubrium ansehnlich wächst, ohne daß man zugleich eine Einwanderung derselben von außen wahrnehmen kann, muß man annehmen, daß sie an Ort und Stelle, im Glockenkern und im Manubriumectoderm, entstehen und sich vermehren und teils gar keiner, teils nur einer ganz geringen passiven Ortsveränderung unterliegen.

Außerdem finden sich solche jungen Eizellen einzeln, aber größer und charakteristischer entwickelt und früher als im Glockenkern im seitlichen Ectoderm der Knospen und darüber hinaus im angrenzenden Ectoderm des Hydranthenköpfchens (Fig. 86—89, 91). Nach ihrer Lage in und zwischen den Ectodermzellen können sie nur aus den letzteren entstanden sein; und gegen eine etwaige Verwechslung mit andern Elementen, z. B. Zellenparasiten, spricht außer ihrer Bildung besonders der Umstand, daß sie nur an den Knospen und in der Knospungszone des Hydranthenköpfchens vorkommen. Daraus ergibt sich aber der Schluß, daß die ectodermale Keimstätte der weiblichen *Pennaria* sich vom Hydranthenköpfchen bis in das Manubrium der Medusoidknospen erstreckt.

Damit ist aber die Bedeutung der voranstehenden Beobachtungen nicht erschöpft. Die nicht geringe Zahl der im Außenectoderm der Knospe und im Ectoderm des Hydranthenköpfchens vorkommenden Eizellen verbietet es, sie einfach als zufällige und gelegentliche Ausnahmen zu betrachten; anderseits ist es nicht wahrscheinlich, daß sie insgesamt oder nur größtenteils in den Glockenkern einwandern, da so große Eizellen dort noch lange nicht anzutreffen sind. Es bleibt daher nur die Annahme übrig, daß sie im ganzen abortive Keimzellen und folglich einen abortiven Teil der weiteren Keimzone darstellen. Ob dies eine beginnende Erweiterung der ursprünglichen, auf den Glockenkern beschränkten Keimzone bedeutet in dem Sinne, daß ihr neuerworbener äußerer Abschnitt noch unvollkommen entwickelt ist, oder eine beginnende Zusammenziehung einer ursprünglich weiteren und entfernteren Keimzone auf den centralen Glockenkern, wobei dann die ältere äußere Zone abortiv wird, — das wird sich erst später, im vergleichenden Teil dieser Arbeit, völlig entscheiden lassen. Immerhin läßt sich schon jetzt sagen, daß nach den vorliegenden Tatsachen die zweite Möglichkeit wahrscheinlicher ist; denn einmal ist nach allgemeiner entwicklungsgeschichtlicher Erfahrung eine ontogenetisch frühere Anlage, hier also die äußere Keimzone, auch stammesgeschichtlich älter, und zweitens ist Rückbildung nicht gerade ein Merkmal einer Neubildung und eines Fortschritts.

In den jungen männlichen Medusoidknospen von *Pennaria cavolinii* habe ich Keimzellen nur im Scheitelectoderm gefunden und zwar nur in sehr schwacher Differenzierung (Fig. 92). Ihre weitere Ausbildung und Vermehrung durch Neubildung oder Teilung erfolgt im Manubrium, so daß von einer eigentlichen Wanderung dieser Keimzellen nicht die Rede sein kann.

Die morphologische Entwicklung der Medusoidknospen von *Pennaria* erfolgt in beiden Geschlechtern ganz gleich. Schon an den jüngsten Knospen findet man die ersten Anlagen der Radialschläuche in den uns schon bekannten Zipfeln (Fig. 85, 86). Da diese schon dort vorkommen, wo die distale Fläche der Entodermkuppe noch konvex ist (Fig. 92), können sie nicht von einer durch den Glockenkern herbeigeführten Einbuchtung des Entoderms herrühren. Nach der Einsenkung des Glockenkerns sind die vier Radialschläuche vollends deutlich; auf den Querdurchschnitten erscheinen sie anfangs abgeplattet, dann cylindrisch und in Berührung miteinander (Fig. 89, 90). — Eine Eigentümlichkeit von *Pennaria* besteht darin, daß aus der Spadixplatte frühzeitig ein dicker, spitz auslaufender Zapfen abwärts bis in den Stiel hinein wächst, der auch nach der Entstehung der Spadixhöhle erhalten bleibt (Fig. 88, 93); denn der Spadix entsteht nicht durch eine Ausstülpung der Spadixplatte und nicht gleich hohl, sondern in Form eines soliden konischen Auswuchses, der erst, nachdem er kolbig geworden ist, samt dem ihn verlängernden Zapfen von einem dünnen Kanal durchzogen wird.

Die Abspaltung des Subumbrellarepithels geschieht in der gewöhnlichen Weise; es bildet zuletzt einen vollständigen, deutlich abstehenden Mantel über dem haarzwiebelförmigen dicken Überzug des Manubrium (Ovarium, Spermarium) und verdünnt sich bedeutend. Sein Scheitel springt ziemlich frühe zwischen den Enden der Radialschläuche als hohler Zapfen in das Ectoderm vor (Fig. 93). Eine Muskelbildung habe ich an diesem Subumbrellarepithel nicht direkt nachweisen können; doch fand ich seine Zellen an älteren Medusoiden etwas quer gestreckt und ebenso gegen die Glockenhöhle vorspringend wie bei *Podocoryne* (Fig. 95).

Die Radialschläuche werden platt und breit, rücken zeitweise auseinander (Fig. 94) und nähern sich dann wieder bis zur Berührung mit ihren scharf auslaufenden Rändern. Ihre Lichtung wird dabei spaltförmig, reicht aber durch die ganze Breite des Schlauches. Dann schließt sie sich vollständig, indem die umgebenden Entodermzellen sich auflösen und zu einer breiigen, von glänzenden Körnchen durchsetzten Masse verschmelzen, die den Spalt verdrängt; nur an den Rändern der Schläuche scheinen ganze Zellen übrig zu bleiben. Etwas später ziehen sich die von jener Detritusmasse gebildeten Hauptteile der Radialschläuche zu schmalen, platten Streifen zusammen (Fig. 95), und in den breiten Zwischenräumen zwischen ihnen zeigen sich spärliche, platte Zellen, deren Zusammenhang stellenweise fraglich bleibt. Diese Streifen und die sie verbindenden Plattenzellenlagen entsprechen im allgemeinen den Radialkanälen und den Umbrellarplatten der vollkommenen Hydromedusen, obwohl sie, wie man sieht, auf eine etwas andre Art entstehen. Die oberen Enden der Radialschläuche bleiben bis zuletzt hohl und wachsen wie gewöhnlich in vier getrennte, aber niedrige Randwülste hinein, deren Höhlung regelmäßig von einer der von Cerfontaine beschriebenen, mir völlig unklaren Concretionen eingenommen wird (Fig. 96). Einen Ringkanal habe ich stets vermißt.

Sobald das Manubrium der weiblichen Medusoidknospen von *Pennaria* hergestellt und in seinem mehrschichtigen Überzug das Ovarium etabliert ist, geht dessen weitere Entwicklung so vor sich, wie es Weismann beschrieb. Die Eizellen vermehren sich außerordentlich und bilden die Hauptmasse des Ovarium, an dessen Oberfläche sich ein zartes, epithelartiges Häutchen differenziert. Ob auch zwischen den Eizellen indifferente Interstitialzellen vorkommen, habe ich nicht feststellen können. Nach längerer Zeit vergrößern sich einige wenige der jungen Eizellen, um zu den definitiven Eiern auszuwachsen, während die übrigen als Nährzellen fungieren. In demselben Maße als die ersteren wachsen, nimmt die Zahl der Nährzellen ab, wie ich aber glaube, nicht bloß durch Atrophie; denn in noch nicht ganz reifen Eiern traf ich einzelne, von ihnen aufgenommene Nährzellen an. Immerhin scheint bei *Pennaria* nicht die einfache Verschmelzung der Eizellen und der Nährzellen stattzufinden, wie sie bei *Tubularia* Regel ist (s. u.).

Das Spermarium ist, abgesehen von seinenSamenzellen, dadurch vom Ovarium verschieden, daß es von einem Füllgewebe durchsetzt ist, das mit der oberflächlichen Zellendecke zusammenhängt. — Vor der Eröffnung der engen Glockenhöhle dringt die Spitze des Spadix aus der Gonade hervor, durchsetzt das Subumbrellarepithel und hebt das apicale Außenectoderm hügelförmig empor. Die Eröffnung selbst habe ich nicht gesehen; es scheint mir aber keine Veranlassung vorzuliegen, sie mit einer wirklichen Velumbildung zu identifizieren.

Die genetische Bedeutung der Medusoide von *Pennaria cavolinii* kann nicht zweifelhaft sein. Es sind Abkömmlinge von Medusen, die, indem sie dauernd sessil wurden, zugleich eine Rückbildung erfuhren. Diese zeigt sich unverkennbar im ganzen Entwicklungsverlauf. Die Grundlagen einer echten Meduse, Radialschläuche und Glockenkern, Umbrella und Manubrium werden ganz vollkommen angelegt und erst sekundär bleiben sie in der weiteren Entwicklung stehen und bilden sich zurück; die normale Entstehung der Umbrellarplatten und der Radialkanäle wird durch Rückbildung abgeändert, Ringkanal, Tentakel fehlen ganz, die spaltförmige Glockenhöhle bleibt bis zuletzt geschlossen, wobei auch das Velum entfällt, und zu einer Ablösung des ganzen Medusoids kommt es jedenfalls regelmäßig nicht, obgleich eine solche von einer *Pennaria*-Species angegeben wird (SIGERFOOS, Nr. 64).

7. **Tubularia mesembryanthemum** (Taf. V).

Die Tubularien tragen ähnliche Medusoide wie die Pennarien; nur sitzen ihre Medusoide nicht unmittelbar am Hydranthenköpfchen, sondern traubenförmig an längeren verzweigten Stielen. Das erste Medusoid einer Traube entsteht allerdings unmittelbar am Hydranthenköpfchen, aber alle folgenden an seinem sich verlängernden Stiel je unter der vorausgegangenen Knospe. Wegen ihrer Häufigkeit und des günstigen Umstandes, daß in der Regel an den Trauben eines Hydranthenköpfchens alle Entwicklungsstufen der Medusoide nebeneinander anzutreffen sind, waren die Tubularien schon seit langer Zeit der Gegenstand zahlreicher Untersuchungen.

L. AGASSIZ hat die Entwicklung dieser Medusoide außer bei *Tubularia couthouyi* noch bei zwei nächstverwandten Formen beobachtet, *Parypha crocea* und *Thamnocnidia spectabilis* (Nr. 1, S. 257—259, 268 bis 270, 273—275), die ALLMAN jedoch, und wie es scheint mit Recht, ebenfalls für *Tubularia*-Arten erklärt (Nr. 3, S. 399 ff.). Die von AGASSIZ hervorgehobenen Unterschiede der Tentakel in den drei genannten Arten kommen hier nicht weiter in Betracht; und die Angabe, daß *T. crocea* und *T. spectabilis* im Gegensatz zu *T. couthouyi* nur eine einfache primäre Entodermlamelle, also auch keine Radialkanäle entwickelten, beruht nach ALLMAN auf einer Täuschung. Daher können alle übrigen Angaben über die Entwicklung der drei Arten gemeinsam abgehandelt werden.

Nach AGASSIZ stülpt die »Keimmasse« (Glockenkern) am Scheitel der Knospe das Entoderm zu einem zweischichtigen Becher ein, worauf der Becherrand bis zum Scheitel aufwächst und der Glockenkern ganz vom Entoderm umhüllt wird (a. a. O., S. 258, 274). Die Radialkanäle entständen wie bei *Syncoryne* durch interradiale Verschmelzungen der beiden Blätter des Entodermbechers (S. 270), die Tentakel (Randwülste) durch Ausstülpungen der gesamten Glockenwand, so daß ihre Höhlungen mit der Glockenhöhle kommunizierten (S. 259), — eine

Angabe, die einer besonderen Widerlegung nicht bedarf. — Der Spadix wächst bis zum Scheitel und durchbricht ihn zuletzt.

Der folgende Beobachter, CIAMICIAN, wiederholt für *Tubularia mesembryanthemum* jene sattsam bekannten Angaben vom Entodermbecher, seinen Verschmelzungen usw. (Nr. 14, S. 503 ff., Nr. 15, S. 328 ff.). Niemals verwachse jedoch der Becherrand vollständig über dem Glockenkern, dessen Außenschicht (Subumbrellarepithel) daher direkt an das Außenectoderm anstößt. Nur bei den weiblichen Individuen breche der Spadix durch, wobei das Außenectoderm über ihm sich eröffnet und er nur mit einem Überzug des Glockenkernepithels nach außen hervortritt. Die vom Subumbrellarepithel bedeckte Masse des Glockenkerns, die wie eine Kappe dem Spadix aufsitzt, verwandelt sich in die Keimzellen.

Über Bau und Entwicklung der Medusoide verschiedener Tubularien brachten HAMANN, WEISMANN, THALLWITZ, TICHOMIROFF und BRAUER nichts Neues; nur wurde die Rückbildung der Radialkanäle und des Ringkanals von HAMANN (Nr. 36, S. 27, 28) und WEISMANN (Nr. 70, S. 128) angemerkt. Erst SCHNEIDER verdanken wir einige von der früheren Darstellung abweichende Notizen über die Entwicklung der Medusoide von *Tubularia mesembryanthemum* (Nr. 60, S. 610—613). Um den sich einsenkenden Glockenkern wüchsen vier an der Basis hohle Entodermzapfen empor, zwischen denen alsdann in nicht näher bezeichneter Weise eine dünne zweischichtige Entodermlamelle entstünde, den ganzen Glockenkern umhüllte und durch Auseinandertreten ihrer beiden Blätter den Ringkanal bildete, während die solid gewordenen Rudimente der vier Entodermzapfen oder Radialkanäle an der Basis der Entodermlamelle zurückblieben.

Die merkwürdig auseinandergehenden Befunde der verschiedenen Forscher über die Keimstätte bei den Tubularien sollen erst später angeführt werden.

An den jüngsten Medusoidknospen von *Tubularia mesembryanthemum* tritt sehr bald eine Verdickung des apicalen Ectoderms hervor, die mehr nach außen als nach innen vorspringt und daher an der Knospe eine stumpfe Spitze hervorruft, die Entodermkuppe aber nur kaum merklich abflacht (Fig. 97). Die tiefer liegenden Zellen jener Verdickung sind rundlich und enger zusammengedrängt, aber sonst völlig indifferent. Die Entodermkuppe ist ebenfalls verdickt und ihre Verdickung gegen die Lichtung auf manchen Längsdurchschnitten jederseits von einem der uns schon bekannten Zipfel der Lichtung flankiert, die in den folgenden Schnitten verschwinden, worauf zuletzt ein mittlerer Zipfel erscheint. Dies sind also die Ausgangspunkte der späteren Radialschläuche, die ähnlich wie bei *Pennaria*, *Bougainvillea*, *Syncoryne* und *Podocoryne* schon vor der Einsenkung eines Glockenkerns auftreten. Im Anschluß an diese Zipfel der Entodermkuppe habe ich statt regelmäßiger Täniolen nur unregelmäßige Wucherungen des Magenentoderms angetroffen, die weiter abwärts besonders auffällig hervortreten, von dem übrigen einfachen Entoderm mehr oder weniger abgesetzt und nur in seltenen Fällen in vier radiale Streifen gesondert sind (Fig. 97, 106). Ich halte daher diese Entodermwucherungen für Rudimente wirklicher Täniolen, die unter den Medusen und Medusoiden der Hydropolypen nur denen von *Tubularia* fehlen, weil sie wie so viele andre Organe derselben Medusoide (s. u.) der allgemeinen Rückbildung unterlagen[1].

Auf den nächsten Entwicklungsstufen vergrößert sich die Verdickung des Scheitelectoderms und senkt sich zum Glockenkern ein, in dessen Umfange die vier zunächst nur an der Basis hohlen Radialschläuche aufwachsen. Schon an Längsdurchschnitten kann man feststellen, daß mit den radialen Schläuchen interradiale Zwischenräume abwechseln, die die Annahme einer kontinuierlichen Entodermlamelle ausschließen (Fig. 98); und die Querdurchschnitte gleich alter Knospen mit einem soliden Glockenkern beweisen vollends, daß *Tubularia* in der ersten Anlage der umbrellaren Entodermteile keine Ausnahme von der Regel macht (Fig. 99). Nur sind die mehr oder weniger voneinander abstehenden Radialschläuche frühzeitig abgeplattet. — Sobald der Glockenkern in der Seitenansicht etwa birnförmig erscheint, hebt sich die peripherische Schicht seiner oberen Hälfte als ein kappenförmiges Epithel von dem tieferen massigen Kern ab, indem eine deutliche Spalte zwischen ihnen sichtbar wird (Fig. 100). Jene Epithelkappe ist das zukünftige Subumbrellarepithel, der Kern die Anlage der den Spadix später überziehenden Gonade und die Spalte zwischen ihnen das Homologon einer Glockenhöhle. Erst nach dieser Sonderung erhebt sich die Spadixplatte zu einem erst konischen, dann fingerförmigen Spadix (Fig. 103), dessen Basis übrigens nicht selten ebenso wie bei *Pennaria* zapfenförmig in den Magen hinabwächst. Gleichzeitig beginnt auch die Differenzierung der Gonadenanlage in die Keimzellen und die sie umhüllenden Gewebszellen.

---

[1] Die Täniolen der Hydranthenköpfchen sind dagegen normal.

Die Radialschläuche höhlen sich in der wachsenden Knospe vollständig aus und rücken zunächst ziemlich weit auseinander (Fig. 101). Dann verbreitern sie sich bis zu gegenseitiger Berührung und beginnen sich zurückzubilden, indem sie miteinander zu einer zusammenhängenden Schicht verschmelzen, in der die früheren Lichtungen bis auf einzelne Reste verschwinden (Fig. 104, 105). Dies geschieht sehr unregelmäßig, indem die Verschmelzung z. B. in einer gewissen Höhe der Glocke nur zwei Radialschläuche umfaßt und etwas tiefer sich umgekehrt auf die zwei andern Schläuche beschränkt. Wirkliche Umbrellarplatten kommen dabei nicht zustande, da gerade die Lichtungen der verschmelzenden Schläuche zu weiten Lacunen zusammenfließen, die auf Querdurchschnitten den Eindruck eines unvollkommenen und unregelmäßigen Ringkanals machen können. Ist die Verschmelzung vollendet, so fällt das ganze umbrellare Entoderm zu einer dünnen Lamelle zusammen, in der nur dürftige Reste der früheren Lichtungen übrig bleiben können; zuletzt ist nicht einmal die Kontinuität dieser Lamelle nachweisbar.

Dies alles stimmt mit keiner der früheren Darstellungen überein. Die umbrellaren Endotermteile beginnen auch bei *Tubularia* wie in allen Hydromedusen statt mit einer zweischichtigen Entodermlamelle mit vier Radialschläuchen; darin hat Schneider gegenüber seinen Vorgängern Recht. Seine zweischichtige Entodermlamelle ist aber keine besondere Bildung über den Radialschläuchen, sondern ist identisch mit den verschmolzenen Radialschläuchen. — Wenn ferner Allman für *Tubularia indivisa* und einige andre Arten die Anwesenheit von Radialkanälen und eines Ringkanals in älteren Geschlechtsknospen angibt (Nr. 3, S. 400), so fragt es sich immer noch, ob dies wirkliche Hohlgebilde oder solche Rudimente sind, wie ich sie für *Pennaria* beschrieb.

Die Radialschläuche von *Tubularia* enden im Umkreise des Scheitels mit vier blasigen Anschwellungen, die miteinander ebenso zusammenhängen wie die übrigen Strecken der Schläuche, aber keinen vollkommenen Ringkanal bilden, da zwischen ihrer Innen- und Außenwand zahlreiche Verbindungsbrücken übrig bleiben (Fig. 107). In den weiblichen Medusoidknospen von *Tubularia mesembryanthemum* kann das Ectoderm durch jene vier Entodermanschwellungen zu flachen Erhebungen vorgewölbt werden, worin man eine Wiederholung der vier Randwülste der normalen Medusen zu erblicken hat (Fig. 102, 110). Darauf wachsen oben an jedem Randwulst zwei von den durch Allman beschriebenen meridionalen und leistenförmigen Erhebungen hervor (Nr. 3, S. 419), die an der Exumbrella ziemlich weit abwärts reichen; das Ectoderm dieser Lappen lockert sich auf und im Innern erhalten sie strangartige Fortsätze des Entoderms (Fig. 107). Das Innenblatt des letzteren verwandelt sich später durch Vacuolisierung in ein radiär strukturiertes Netzwerk, das einen ziemlich regelmäßigen Ring um die unterdes schon entstandene apicale Glockenöffnung bildet (Fig. 108).

Die Randwülste der männlichen Medusoide unsrer *Tubularia* entstehen später als die weiblichen und bleiben meist unverändert, ohne in die acht meridionalen Lappen auszuwachsen; doch kommen solche auch an männlichen bisweilen vor, obgleich sie angeblich ein besonderes Merkmal der weiblichen Medusoide sein sollen. Natürlich können diese Lappen oder Leisten nicht schlechtweg »Tentakel« genannt werden; doch sind sie vielleicht aus einer sehr weitgehenden Rückbildung von echten Tentakeln hervorgegangen.

Auch im Innern der Glocke greift eine Rückbildung Platz. Am Manubrium wachsen der Spadix und die ihn mantelförmig umgebende Gonade in der Regel so stark an, daß sie die Glockenhöhle ganz ausfüllen; nur ausnahmsweise bleibt die letztere infolge einer schwachen Entwicklung der Gonade gegen den Scheitel hin weit offen (Fig. 102). Ihr regelmäßiger Schwund ist aber nicht nur ein virtueller, sondern die Oberfläche der Gonade verwächst in weitem Umfange mit dem Subumbrellarepithel zu einem lockeren Füllgewebe, wodurch der Medusenbau ganz wesentlich verwischt wird (Fig. 104, 105). — Anfangs ist der Spadix auch an seiner Spitze von der Gonade bedeckt; später weichen aber die Keimzellen von jener Spitze zurück und lassen nur ein einfaches Epithel an ihr zurück, das an die Schlußplatte der Glocke anstößt[1]. An dieser Stelle bleibt zwischen den sich erhebenden Randwülsten eine Vertiefung zurück, deren Grund oder eben die genannte Schlußplatte der Glocke sich auflöst, worauf im Umkreise der so entstandenen Öffnung der Glocke das dicke Außenectoderm und das dünne Subumbrellarepithel sich miteinander verbinden, und die zapfenförmige Spitze des Manubrium in die Öffnung vordringt (Fig. 102, 109, 110). Für ein Velum bleibt nichts übrig. — Dieser Vorgang vollzieht sich nicht immer zu der gleichen Zeit, an den weiblichen Medusoiden aber immer früher als an den männlichen (vgl. CIAMICIAN); auch steht der Zapfen des Manubrium bei den weiblichen Medusoiden weiter vor.

---

[1] In Fig. 110 ist die Spitze des Manubrium außerhalb des Schnittes geblieben.

Nachdem das Sperma reif geworden ist und die Embryonalentwicklung in den weiblichen Medusoiden begonnen hat, lösen sich die Reste des Glockenkerns auf und der Spadix zieht sich in den Grund der Glocke zurück, die selbst einer gewissen Atrophie anheimfällt.

Über den Ursprung der Keimzellen der Tubularien, insbesondere der zumeist untersuchten *T. mesembryanthemum* liegen recht widersprechende Angaben vor. Agassiz bezeichnete schon den soliden Glockenkern als Keimmasse (S. 51), Ciamician (Nr. 14, S. 503) und Weismann (Nr. 70, S. 127), sowie Thallwitz (Nr. 65, S. 417), hielten das Manubrium-Ectoderm für die Keimstätte, während Tichomiroff, Brauer und Schneider die Keimzellen weiter rückwärts entstehen und erst sekundär in das Manubrium einrücken lassen. Nach Tichomiroff (Nr. 66, S. 2—7) sondert sich der Entodermschlauch der jüngsten Knospe in eine obere und eine untere Hälfte, jene aus kubischen, diese aus Cylinderzellen bestehend. Die obere Hälfte oder die »Keimzone« verdickt sich sodann im Bereich des Entodermbechers und etwas darunter zu Wülsten, die in die Magenhöhle vorspringen, aber allmählich ganz in den Entodermbecher vorrücken. Die Zellen dieser Wülste, die sich von den übrigen kubischen Entodermzellen nicht unterscheiden, nehmen darauf an Zahl ab, während im Glockenkern eine Zellenvermehrung stattfindet; daraus schließt Tichomiroff, daß jene Zellen in den Glockenkern einwanderten und folglich die Keimzellen entodermalen Ursprungs seien. — Brauer (Nr. 8, S. 553—556) bestätigt jene Einwanderung der Keimzellen in den Glockenkern, verlegt aber ihren Ursprung in das Ectoderm der Stiele, wo die indifferenten Urkeimzellen ins Entoderm übertreten und bis zum Spadix hinaufwanderten. Einzelne von jenen ectodermalen Urkeimzellen sollen im Ectoderm weiter wandern und bis zum Scheitel der Knospe gelangen, von wo sie direkt in den Glockenkern einrückten. Schneider (a. a. O.) schließt sich Brauer vollständig an.

Auf Grund meiner Beobachtungen kann ich nur die ältere Ansicht von dem Ursprung der Keimzellen von *Tubularia* bestätigen, daß sie nämlich im Glockenkern und Manubrium-Ectoderm entstehen. Und zwar beginnt diese Entwicklung oft schon im Boden des Glockenkerns, bevor der Spadix sich erhoben hat (Agassiz); denn in solchen Knospen, namentlich weiblichen Geschlechts, treten in dem mehrschichtigen Glockenkernboden einzelne Zellen mit größerem und hellerem Kern hervor, die später um diesen Kern eine einseitig überwiegende, also halbmondförmige dunkle Plasmazone erhalten (Fig. 100) — ein unzweideutiges Merkmal der Keimzellen. Im Manubrium vermehren sie sich ganz bedeutend und offenbar durch Neubildung aus den indifferenten Zellen, die stets zwischen den Keimzellen beiderlei Geschlechts anzutreffen sind und allmählich an Zahl abzunehmen scheinen (Fig. 103). Am deutlichsten bleiben diese Gewebszellen an der Oberfläche der Gonaden, wo sie aber kein besonderes Epithel bilden, da sie, abgesehen von der schon beschriebenen Verbindung mit dem Subumbrellarepithel, mit dem inneren Zwischengewebe der Gonade netzförmig zusammenhängen. Während jenes Erscheinens der Keimzellen im Glockenkernboden habe ich eben solche Elemente weder aus der Umgebung in den Glockenkern und das Manubrium eintreten sehen, noch überhaupt in andern Teilen des Medusoids oder in seinem Stiel angetroffen. Ich bin daher überzeugt, daß die Keimstätte von *Tubularia mesembryanthemum* sich nur im Boden des Glockenkerns und im Ectoderm des jungen Manubrium befindet.

Die durchaus abweichenden Ansichten von Tichomiroff und Brauer halte ich für Folgen von Verwechslungen. Tichomiroff hat weder wirkliche Keimzellen im Entoderm, noch ihre Einwanderung in den Glockenkern gesehen, sondern stützt seine Annahme nur darauf, daß die von ihm so genannten entodermalen »Keimpolster« während des Wachstums des Glockenkerns an Masse abnehmen. Diese Polster sind aber teils die von mir beschriebenen rudimentären Täniolen (S. 53), teils Anschnitte der Radialschläuche; die ersteren bestehen aber noch unverändert, nachdem das Manubrium bereits recht umfänglich geworden ist (Fig. 103) und die Radialschläuche sind, was freilich nur die so häufig vernachlässigten Querdurchschnitte und nicht die täuschenden interradialen Längsdurchschnitte beweisen können, stets und ausnahmslos zweischichtig (Fig. 104, 105). Die einzigen greifbaren Dinge in Tichomiroffs Darstellung, die Täniolen, verschwinden also überhaupt nicht während des ersten Wachstums des Manubrium, und noch weniger kann eine Einwanderung ihrer Zellen in das Manubrium und ihre Identität mit Keimzellen in Frage kommen.

Brauer glaubt nun das, was bei Tichomiroff fehlt, ergänzen zu können, da er differenzierte Keimzellen sowohl im Entoderm wie im Ectoderm gefunden haben will. Aber gerade seine Beschreibung dieser Keimzellen widerspricht seiner Deutung. Denn die fraglichen Zellen mit umfänglichem dichtem Plasma um den stark färbbaren Kern, die allerdings überall leicht aufzufinden sind, sind alles andre, nur keine Keimzellen, deren Differenzierung bei *Tubularia* ebenso wie bei allen andern Hydropolypen mit einer Vergrößerung und Aufhellung des Kerns beginnt, worauf die Verdichtung des Plasma in einer halbmondförmigen, ganz dünnen Zone um den Kern einsetzt (Fig. 101, 103, 107). Natürlich liegt es nahe, die von mir beschriebene erweiterte Keimzone von *Pennaria* zur Bestätigung der Brauerschen Auffassung heranzuziehen; und es wäre mir eine solche Bestätigung aus später ersichtlichen Gründen nur erwünscht. Angesichts der mir vorliegenden Befunde kann ich aber die Existenz einer außerhalb des Glockenkerns befindlichen Keimzone bei *Tubularia mesembryanthemum* nicht zugeben und muß mich der älteren Ansicht anschließen, daß die Keimzellen dieses Polypen nur im Glockenkern und im Ectoderm des Manubrium entstehen. — Von den weiblichen Keimzellen der Tubularien verwandeln sich bekanntlich nur wenige in Eier, die übrigen werden als Nährzellen verbraucht; das Nähere dieses Vorgangs schilderten bereits Tichomiroff, Doflein (Nr. 20), Schneider.

Die Medusoide von *Tubularia mesembryanthemum* sind gleich denen von *Pennaria cavolinii* zurückgebildete Medusen, deren normale Anlagen noch weiter reduziert werden als bei *Pennaria*, was gerade zu manchen Mißverständnissen Veranlassung gegeben haben mag.

8. Corydendrium parasiticum (Taf. V).

Mit *Corydendrium* beginne ich die Reihe derjenigen von mir untersuchten Athecata, deren Geschlechtsindividuen keine Medusen, sondern sogenannte »Gonophoren« sind. Nachdem es sich aber bei meinen Untersuchungen der *Thecaphora* herausgestellt hat, daß unter jenem Namen durchaus heterologe Gebilde zusammengefaßt werden, sehe ich mich veranlaßt, zur Vermeidung von Mißverständnissen die Bezeichnung »Gonophoren« ganz aufzugeben und zunächst die Keimträger der Athecata »Gonanthen« zu nennen.

Die Architektonik des Stockes hat Weismann zutreffend beschrieben (Nr. 70, S. 36); ich beschränke mich daher auf die Beschreibung der Knospen. Diese entspringen unterhalb der sich an das Hydranthenköpfchen anschließenden »Cambium-Zone«, im Bereich des Keimzellen produzierenden Stielabschnitts und sind zweierlei Art. Solange dort in jungen Hydranthen noch keine oder nur ganz wenige Keimzellen vorhanden sind, kann die hervorwachsende Hohlknospe keimfrei bleiben und verwandelt sich dann in einen sterilen Hydranthen (Fig. 111). Ist die Bildung von Eizellen — mir standen nur weibliche Stöcke zur Verfügung — vor dem Beginn der Knospung weit vorgeschritten, so treten mit der ersten Ausstülpung der Knospe gleich Eizellen in sie ein und vermehren sich durch steten Nachschub aus dem Hydranthenstiel (Fig. 112, 113). Diese Gonanthen sind also nichts andres als Hydranthenknospen, deren normale Entwicklung zu Hydranthen durch die Einwanderung von Keimzellen mehr oder weniger abgeändert wird.

Die Keimstätte von *Corydendrium* ist, wie WEISMANN zeigte, das Entoderm des Hydranthenstiels; und da die Keimzellen dort stets in der Tiefe des Epithels, unter den bloß in einer Lage vorhandenen gewöhnlichen Epithelzellen entstehen, so hielt es W. für möglich, daß sie im indifferenten Zustande junger Epithelzellen aus dem Ectoderm ins Entoderm einwandern, um sich erst dort zu differenzieren (Nr. 70, S. 41, 42). Nun habe ich aber Bilder vor Augen, die den entodermalen Ursprung der Eizellen von *Corydendrium* ganz sicher beweisen.

Es ist klar, daß wenn die noch undifferenzierten Eizellen, also die sogenannten Urkeimzellen, vom Ectoderm her ins Entoderm einrückten und von den ihnen gerade anliegenden Entodermzellen bedeckt blieben, diese entweder gehoben oder abgeplattet und verbreitert werden müßten. Nach meinen Befunden zeigen sich aber die jüngsten Eizellen in den Hydranthenstielen von *Corydendrium* unter durchaus andern Begleiterscheinungen. An solchen Stellen sieht man, daß zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen des Entoderms hier und dort der Raum einer solchen Zelle von zweien eingenommen wird, von denen die basale durch ihren größeren hellen Kern und die ihn umkreisende dunkle Plasmazone als Eizelle gekennzeichnet, die andre, sie gegen die Lichtung des Entodermschlauchs deckende aber eine einfache Epithelzelle ist (Fig. 115 *a*). Diese letztere ist nun weder abgeplattet noch gehoben und nur halb so hoch und so groß wie die benachbarten Epithelzellen, während die darunterliegende Eizelle allerdings sehr bald zu wachsen beginnt. Es gibt dafür nur die eine Erklärung, daß eine normale Epithelzelle durch Querteilung in jene beiden Elemente, die tiefere Eizelle und ihre Deckzelle zerfiel, was um so sicherer erscheint, als eine scharfe Trennungsgrenze bisweilen noch fehlt (Fig. 116). Diese an allen jüngsten Eizellen wiederkehrende Erscheinung beweist also, daß jede Eizelle ein Teilungsprodukt einer Entodermzelle ist. Sobald sich die junge Eizelle durch Wachstum ausdehnt, hebt und plattet sie natürlich die Deckzelle ab, diese teilt sich oder es schließen sich ihr benachbarte Epithelzellen an, so daß sie zusammen ein Gewölbe über der vergrößerten Eizelle bilden (Fig. 114, 115*b*).

Mit dem Nachweise des entodermalen Ursprungs der Eizellen ist aber die Bedeutung der beschriebenen Befunde nicht erschöpft. Da die junge Eizelle ganz unverkennbar differenziert erscheint, bevor ihre Deckzelle Form, Größe und Lage einer halben Epithelzelle irgendwie verändert hat, ja sogar bevor die Grenzlinie zwischen ihnen deutlich hervortritt, so folgt daraus, daß jene Differenzierung mit der Teilung der ursprünglichen Epithelzelle Hand in Hand geht, und daß der Zustand einer völlig indifferenten »Urkeimzelle« bei *Corydendrium* gar nicht vorkommt. Genau dasselbe habe ich auch bei andern Hydropolypen, deren große Entodermzellen günstige Bedingungen einer einwandfreien Beobachtung bieten, namentlich bei *Clava*, *Sertularia* und *Sertularella* wiedergefunden (s. u.), so daß eine solche Entstehung von entodermalen Keimzellen bereits in erheblichem Umfange festgestellt ist. Da ein solcher Ursprung von entodermalen Keimzellen bisher noch niemals nachgewiesen war, so bestand nicht nur für *Corydendrium*, sondern für alle Hydropolypen mit entodermaler Keimstätte die Möglichkeit, daß ihre Keimzellen in dem unkenntlichen Zustande von »Urkeimzellen« vom Ectoderm eingewandert seien. Die angeführten Beobachtungen sichern aber den Analogieschluß, daß, sobald die Keimstätte, d. h. die Schicht, in der allein die jüngsten kenntlichen Eizellen vorkommen, das Entoderm ist, dieses auch deren Ursprungsstätte ist, selbst wenn dies noch nicht in der angegebenen Weise unwiderleglich nachgewiesen wurde. Denn gegenüber einer solchen natürlichen Analogie kann die erwähnte, empirisch durch nichts gestützte bloße Möglichkeit kaum in Betracht kommen. Ob die letztere trotzdem durch allgemeine Gründe Bedeutung gewinnen kann, wird im vergleichenden Teil zur Sprache kommen.

Nach Weismann verhält sich das Sperma von *Corydendrium* genetisch ebenso wie die Eizellen. Die männlichen Keimzellen werden erst im Entoderm sichtbar; die bloße Möglichkeit ihrer Einwanderung aus dem Ectoderm in einem völlig indifferenten Zustande braucht nach den obigen Bemerkungen jetzt noch nicht erörtert zu werden. Das sich entwickelnde Sperma bleibt auch im Gonanthen einfach unter dem Entodermepithel liegen und veranlaßt keine besonderen Metamorphosen in seiner Umgebung, so daß uns nur noch die Veränderungen der weiblichen Gonanthen zu beschäftigen haben, die bereits Weismann ausführlich und zutreffend beschrieben hat.

Die jüngsten Gonanthen unterscheiden sich anfangs nur durch den Besitz von Keimzellen von den sterilen Hydranthenknospen desselben Polypen; später steigert sich der Unterschied dadurch, daß die sterilen Hydranthenknospen einen Mund und Tentakel erhalten, die bei den Gonanthen nicht zur Entwicklung kommen, so daß sie bis zur Reifezeit geschlossene, lang keulenförmige Schläuche bleiben. In diesem Zustande verharren die männlichen Gonanthen, die weiblichen werden gerade durch die Eizellen im Innern weiter umgebildet.

Da die weiblichen Gonanthen, wie schon erwähnt, in der Keimzone des Hydranthenstiels hervorwachsen, geschieht die Einwanderung der dort vorhandenen Eizellen vornehmlich passiv, durch die Wachstumsbewegung des Entoderms, ohne daß man eine Beteiligung von Eigenbewegungen der Eizellen an jener Wanderung auszuschließen braucht (Fig. 112, 113). Da jedoch in jener ihrer passiven Ortsveränderung auch schon die bestimmte Richtung von der Basis des Gonanthen aufwärts enthalten ist, fehlt der etwaigen Eigenbewegung der Eizellen jede grundsätzliche Bedeutung. — Während die Eizellen in den Gonanthen ansehnlich wachsen, stülpen sie das Entoderm immer stärker gegen die Höhlung vor; dieses zieht sich wiederum mit scharfem Rand unter jeder Eizelle zusammen und drängt sie auf diese Weise vom Ectoderm ab, bis sie endlich vom Entoderm allseitig wie von einem Follikelepithel umschlossen ist[1]. Diese Follikel füllen zuletzt den größten Teil der Höhlung des Gonanthen aus; und zwar habe ich aus den Querschnittserien von sechs Gonanthen verschiedenen Alters feststellen können, daß ihre Eifollikel stets in zwei einander gegenüberliegenden Reihen angeordnet sind und dabei ziemlich regelmäßig alternieren. Natürlich kann diese Anordnung nicht von den Eizellen spontan veranlaßt sein, sondern nur so, daß sie als passive Massen die Anpassung des wachsenden Entoderms an den gegebenen Raum beeinflußten.

Hinsichtlich des Austritts der Eier habe ich dasselbe beobachtet, wie Weismann (Nr. 70, S. 44). Die Follikel strecken sich aufwärts, bis sie die verdickte Spitze des Gonanthen erreichen und mit deren Entoderm verschmelzen; über dieser Stelle öffnet sich der Gonanth, worauf das nächste Ei austritt. Nachdem alle Eier den Gonanthen verlassen haben, um sich auf dem Periderm anzuheften, schrumpfen die am Scheitel des Gonanthen befestigten Follikel und beginnen zu zerfallen, worauf auch der ganze Gonanth sich gegen seine Wurzel zusammenzieht und allmählich resorbiert wird.

Nach der voranstehenden Beschreibung bedarf es keiner weiteren Erörterung, daß in den Gonanthen von *Corydendrium parasiticum* jede Spur einer medusoiden Bildung fehlt. Wenn ich trotzdem schon hier, d. h. bevor die Entwicklung der Medusen und sonstigen Keimträger der verschiedensten Hydropolypen vergleichend geprüft werden kann, auf die Frage eingehe, ob in den Gonanthen von *Corydendrium* vollständig zurückgebildete Medusen erblickt werden könnten, so geschieht es, weil WEISMANN als Hauptargument für diese Ansicht den bereits erörterten Ursprung der Keimzellen desselben Polypen anführt. Ohne Rücksicht darauf erschien auch WEISMANN der medusoide Ursprung jener Gonanthen zweifelhaft (Nr. 70, S. 252); später (S. 289, 291) machte er die Entscheidung davon abhängig, daß der entodermale Ursprung der Keimzellen bei *Corydendrium* so wenig wie bei irgend einem andern Hydropolypen nachgewiesen ist und vielmehr aus mehreren allgemeinen Gründen ihre »ectodermale Abkunft kaum in Abrede zu stellen ist«. Dies bedeute aber eine Verlegung der ursprünglich ectodermalen Keimstätte in das Entoderm, wo sie sich gegenwärtig befindet; und eine solche Verlegung der Keimstätte ließe sich nur verstehen unter der Annahme einer medusoiden Abstammung der Gonanthen.

---

[1] Dieser Vorgang kann übrigens schon im Hydranthenstiel beginnen (Fig. 113).

Die wichtigste Voraussetzung dieser ganzen Schlußfolge ist also der ectodermale Ursprung der Keimzellen von *Corydendrium*; und gerade diese Prämisse ist durch meine direkten Beobachtungen über die Entstehung dieser Keimzellen aus dem Entoderm widerlegt, worauf denn auch alle weiteren Schlüsse hinfällig werden.

Die Gonanthen von *Corydendrium parasiticum* zeigen keine Spur einer medusoiden Bildung oder eines medusoiden Ursprungs; sie erscheinen vielmehr durchaus als Hydranthenknospen, deren normale Ausbildung infolge der Aufnahme von Keimzellen unterbrochen und wenigstens in weiblichen Stöcken durch Neubildungen (Follikel) ersetzt wird.

9. **Eudendrium racemosum und E. rameum** (Taf. VI).

Der im allgemeinen einfache Bau der Gonanthen der Gattung *Eudendrium* wurde bisher ziemlich übereinstimmend beschrieben; dagegen widersprechen einander die Angaben der verschiedenen Beobachter über den Ursprung der Keimzellen und insbesondere der Eizellen. KLEINENBERG wies zuerst nach (Nr. 48), daß die jungen Eizellen in den Stämmen von *Eudendrium* mit größter Leichtigkeit aus einer Körperschicht in die andre, aus dem Ectoderm in das Entoderm und zurück übertreten, weshalb nur der Fundort der allerjüngsten Eizellen als Ursprungsstätte gelten könne. Als solche erkannte dann KLEINENBERG das Ectoderm einer *Eudendrium*-Art, wahrscheinlich des *Eudendrium racemosum*. WEISMANN (Nr. 70, S. 98) und ISHIKAWA (Nr. 46) bestätigten dies für die letztgenannte Art; dagegen gelang es Weismann auch nach wiederholten Untersuchungen nicht, bei *Eudendrium capillare* Eizellen außerhalb des Entoderms zu finden (a. a. O., S. 110). Nach Tichomiroff stammen die Samenzellen von *Eudendrium armatum* aus dem Entoderm (Nr. 66, S. 36), und neuerdings behauptete Hargitt dasselbe von den Eizellen des *Eudendrium racemosum, dispar, tenue, ramosum* und *capillare* (Nr. 37).

Ich selbst habe in den beiden von mir untersuchten Arten, *Eudendrium racemosum* und *rameum*, die kleinsten männlichen und weiblichen Keimzellen im Ectoderm angetroffen. Angesichts der widersprechenden Angaben der andern Beobachter halte ich mich aber nicht für berechtigt, über den Ursprung der Keimzellen irgend eines *Eudendrium* ein bestimmtes Urteil zu fällen. Hält man sich streng an die Tatsachen, so muß man es trotz allem für das Wahrscheinlichste erklären, daß die Keimstätte in den verschiedenen Arten von *Eudendrium*, vielleicht sogar in einer und derselben Art wechselt, und es wird sich zeigen, daß auch allgemeine Erwägungen eher für als gegen eine solche Annahme sprechen. — Wo aber auch die Keimzellen von *Eudendrium* entstehen mögen, so finden sie sich regelmäßig zuletzt im Entoderm des Blastostyls, um von dort aus in die Gonanthen einzuwandern. Ausnahmsweise kommen, wie schon Weismann bemerkte (Nr. 70, S. 105) und ich bestätigen kann, fehlgegangene Eizellen im Ectoderm des Blastostyls und der Gonanthen vor.

Auch die Bildung der Blastostyle ist bei *Eudendrium* recht verschieden. Die Rückbildung der Gonanthen tragenden Hydranthen zu Blastostylen ist allerdings längst bekannt; doch wird schon von Hincks angegeben (Nr. 45, S. 81), daß die männlichen Blastostyle von *Eudendrium rameum* ihren Polypenbau erst spät einbüßen, und Allman beschreibt dasselbe von *Eudendrium ramosum*, dessen weibliche Blastostyle übrigens stets weniger reduziert erscheinen, während *Eudendrium racemosum* vollkommene Blastostyle beiderlei Geschlechts erzeuge (Nr. 3, S. 333, 341). Weismann hält dagegen das Vorkommen von Gonanthen tragenden Hydranthen nur für eine Ausnahme (Nr. 70, S. 107), während Seeliger (Nr. 63) die Blastostylbildung allerdings auch schon in der ersten Knospenanlage antrifft, aber doch von den bereits eingewanderten Eizellen abhängig sein läßt, wie schon vorher Tichomiroff behauptet hatte (Nr. 66, S. 33). Im besonderen sollen die männlichen Blastostyle von *Eudendrium racemosum* nach Weismann Rüssel, Mund und Tentakel entbehren, die weiblichen dagegen einen doppelten Tentakelkranz und vorübergehend einen Mund besitzen.

Nun habe ich jene Ausnahmen von Weismann bei *Eudendrium rameum* ganz ständig gesehen, und zwar sind die männlichen Gonanthenträger wenigstens anfangs vollkommene Hydranthen, während im weiblichen Geschlecht der Mund durch ein dünnes Häutchen verschlossen ist. Bei *Eudendrium racemosum* fand ich neben ebensolchen weiblichen Gonanthenträgern andre ohne einen Rüssel, und die männlichen Gonanthenträger durchweg mit einem dichten Tentakelkranz. Aus allem scheint mir also hervorzugehen, daß die Blastostylbildung bei *Eudendrium* nicht sowohl nur durch einige Ausnahmen, sondern durch eine weitgehende Variabilität ausgezeichnet ist, die von vollkommenen Hydranthen bis zu ganz rudimentären Formen führt. Gegen das Ende der Reifezeit tritt allerdings stets eine Rückbildung der Gonanthenträger ein, was zweifellos nur auf den direkten Einfluß der Gonanthenentwicklung zurückgeführt werden kann.

Die Gonanthen von *Eudendrium* entstehen bekanntlich kranzförmig um die Basis ihres Trägers, aus dessen Entoderm die Keimzellen in die ersteren einwandern, wo sie nach Weismann alsbald die Grenzlamelle durchbrechen und so ins Ectoderm gelangen (Nr. 70, S. 98, 108). Die in den weiblichen Gonanthen eingewanderte Eizelle — sie bleibt die einzige — soll nach demselben Beobachter anfangs an der Spitze des Gonanthen auf dem etwas abgestumpften Ende des Entodermschlauchs und noch innerhalb der Grenzlamelle liegen; sobald aber der wachsende Entodermschlauch sich auf einer Seite an der Eizelle vorbei zu schieben und sie hakenförmig zu umgreifen beginnt, soll sie sich außerhalb der Grenzlamelle befinden und durch keine solche Lamelle vom Ectoderm getrennt sein (Nr. 70, S. 104, 105). Ich kann dies nicht bestätigen; denn ich sehe die Eizelle jederzeit durch die ursprüngliche Grenzlamelle vom Ectoderm getrennt bleiben, wozu sich sehr bald eine zweite Grenzlamelle zwischen Eizelle und Entoderm gesellt (Fig. 117). Die Eizellen von *Eudendrium* liegen also in der Tat zwischen Ecto- und Entoderm (Ciamician). — Bei *Eudendrium rameum* bleibt der gekrümmte Entodermschlauch einfach, bis er zur Reifezeit atrophiert; bei *Eudendrium racemosum* spaltet er sich, wie Weismann fand, an der Spitze in zwei Arme, die die Eizelle von zwei Seiten her widderhornartig umgreifen.

Von den männlichen Gonanthen wird eine wesentlich andre Entwicklung angegeben. Nach Ciamician (Nr. 14, S. 506) entständen in dem Entodermschlauch paarweise einander gegenüberliegende Spermatoblasten, deren Kerne sich alsbald vermehren; durch Wachstum breiten sie sich im queren Umfange des Gonanthen so weit aus, daß sie zuletzt ringförmig und an seiner Spitze kappenförmig zusammenfließen. Auch scheinen nach CIAMICIANS Abbildungen (Fig. 18, 19, 22) die distalen Hoden später zu entstehen als die proximalen. WEISMANN läßt dagegen die aus dem Blastostyl eingewanderten Spermatoblasten sich zuerst an der Spitze des Gonanthen ansammeln, so daß dieser erste Hoden über der Entodermkuppe undurchbohrt bleibt, während alle folgenden Hoden gleich ringförmig angelegt werden. Sie verlassen das Entoderm wie die Eizellen nach Durchbruch der ursprünglichen Grenzlamelle und sind vom Ectoderm durch keine Lamelle getrennt.

Ich bestätige die Einwanderung der kleinen aber kenntlichen Spermatoblasten aus dem Blastostyl in den Gonanthen und ihre erste Ansammlung an dessen Spitze; alles übrige finde ich aber nach genauer Prüfung anders. Allerdings verlassen sie das Entoderm, aber ohne die alte Grenzlamelle zu durchbrechen; nachdem sie sich an der Außenseite des Entodermepithels angesammelt haben und dabei das Ectoderm vorwölben, ist die frühere Grenzlamelle noch vollkommen deutlich, während eine neue Lamelle zwischen Hodenmasse und Entoderm in der Bildung begriffen ist (Fig. 118—120). Dies kann man freilich nur an jungen Hodenanlagen erkennen; denn die weiter vorgeschrittenen haben das ihnen eng anliegende Ectoderm außerordentlich ausgedehnt und verdünnt, so daß dort eine Grenzlamelle kaum zu unterscheiden ist (Fig. 121). — Wichtiger scheint mir die eigentliche Formentwicklung der Hoden. Keiner von ihnen wird aus zwei Hälften oder gleich ringförmig, und der erste auch nicht kappenförmig gebildet. Die erste Hodenmasse liegt freilich zuerst gleich einer Eizelle auf der Kuppe des Entodermschlauchs (Fig. 118); bevor aber beide durch die sekundäre Grenzlamelle getrennt sind, wächst das Entoderm genau so wie im weiblichen Gonanthen an jener Masse seitlich vorbei, sie ebenfalls etwas umgreifend (Fig. 119, 120). Dann erst beginnt die Hodenmasse mit zwei Zipfeln sich quer um das Entoderm auszudehnen und umwächst ihn schließlich ringförmig, so daß seine Kuppe aus dem Ringe frei hervortritt und dann mit dem Ectoderm des Gonanthenscheitels bisweilen zu einem unregelmäßigen Zipfel vorwächst (Fig. 121). Auch die folgenden Hoden beginnen stets einseitig und werden erst allmählich ringförmig.

Die Entwicklung des ersten und unzweifelhaft phyletisch ältesten Hodens ist deshalb bemerkenswert, weil sie wenigstens anfangs der Entwicklung des weiblichen Gonanthen folgt; die beiderlei Keimträger differieren also im Grunde genommen nicht so sehr, wie es nach ihrer Fertigstellung erscheint.

Daß die Gonanthen von *Eudendrium* keinerlei Merkmale von

Medusen haben, liegt ebenso auf der Hand wie bei *Corydendrium*. Dann scheint es mir auch nicht zulässig, den Entodermschlauch jener Gonanthen ebenso »Spadix« zu nennen, wie die entodermale Auskleidung des Manubrium einer Meduse. Allman führte diese schon früher benutzte Terminologie ganz allgemein ein (Nr. 3, S. 32, 39, 43, 45), indem er sich auf die äußerliche Ähnlichkeit und einen vermuteten genetischen Zusammenhang der beiden Teile stützte. Weismann scheint dies nicht für ganz passend zu halten, will aber den Ausdruck »Spadix« für den Entodermschlauch der Gonanthen von *Eudendrium* beibehalten, weil er »eine gewisse Selbständigkeit besitzt« (Nr. 70, S. 16). Dieser Gebrauch ist aber irreführend, da derselbe Name innerhalb einer relativ engen Gruppe naturgemäß eine Homologie der so bezeichneten Teile voraussetzt, und diese Homologie in unserm Fall unter keinen Umständen zutrifft, selbst nicht, wenn man in den Gonanthen von *Eudendrium* rückgebildete Nachkommen von Medusen zu sehen meint.

Homologa wären auch in diesem Fall nur die einfachen, ungesonderten Entodermschläuche der Gonanthen und der jüngsten Medusenknospen; sobald nun ein solcher Schlauch in der Medusenknospe sich in die Radialschläuche, den Centralmagen und die Entodermauskleidung des Manubrium gesondert hat, so kann dieser letztere neugebildete Teil nicht dem ganzen ursprünglichen Entodermschlauch der Medusenknospe oder des Gonanthen homolog sein, und dürfen daher diese heterologen Teile nicht denselben Namen führen. Wem von ihnen der Name »Spadix« ausschließlich belassen werden soll, ist nach praktischen Rücksichten zu entscheiden. Soll der ganze einfache Entodermschlauch der Gonanthen so heißen, so müßte es auch der gleiche Entodermschlauch der jüngsten Medusenknospen, während die weiter entwickelten Knospen keinen »Spadix« mehr besäßen — was notwendig zu Mißverständnissen führte. Beläßt man dagegen den Namen »Spadix« allein der Innenschicht des Manubrium der Medusen, so fällt er für die Gonanthen von *Eudendrium* und, wie wir sehen werden, aller andern Hydropolypen einfach fort, ohne daß Mißverständnisse zu besorgen wären. Ich werde mich daher nach wie vor an die letztere Terminologie halten.

10. Dicoryne conferta (Taf. VI).

Das von mir untersuchte, aus der Nordsee stammende Stöckchen zeigt mit einer gleich zu erwähnenden scheinbaren Ausnahme, alle

Merkmale der genannten Species, sowohl im Bau und der Verzweigung des Stammes und der Hydranthen, wie in der Bildung der Blastostyle und ihrer Gonanthen (s. ALLMAN, Nr. 3, S. 226, 293). Die schlauchförmigen und tentakellosen Blastostyle laufen distal in einen langen dünnen Rüssel aus, sind darunter mit den ei- und birnförmigen, von einem *Periderm* umhüllten Gonanthen besetzt und sitzen auf relativ langen Stielen. Sobald die Gonanthen einigermaßen ausgewachsen sind, enthalten sie innerhalb des Ectoderms einen einfachen Entodermschlauch und meist zwei große Eizellen, die an zwei einander entgegengesetzten Seiten zwischen den beiden Körperschichten liegen. Männliche Blastostyle und Gonanthen wurden nicht bebachtet, obwohl sie nach ALLMAN in demselben Stöckchen mit weiblichen gemischt vorkommen.

Nun fehlten aber an den von mir untersuchten Gonanthen die beiden von ALLMAN beschriebenen basalen Tentakel, die nach dem Freiwerden des Gonanthen sich rückwärts umschlagen. Dies kann jedoch kein Grund sein, die Bezeichnung *Dicoryne conferta* für dasselbe Stöckchen zu beanstanden; denn die ältesten von mir gefundenen Gonanthen waren, nach der Größe der Eizellen zu urteilen, noch nicht ausgewachsen, und es ist ziemlich sicher, daß die Tentakel sich erst an den reifenden Gonanthen entwickeln.

Die Entwicklung der Gonanthen ist so einfach wie möglich. Wo das Ectoderm des Blastostyls in geringem Umfange verdickt und etwas vorgewölbt erscheint, wächst eine kleine Ausstülpung des dicken Entoderms mit enger Lichtung in jene Ectodermverdickung hinein, worauf die ganze junge Knospe an ihrer Basis eingeschnürt, gestielt wird (Fig. 122, 123). Ihre weitere Ausbildung hängt mit dem Auftreten der Eizellen zusammen. Diese entstehen im Ectoderm des Blastostyls und können dort bereits eine ansehnliche Größe erreichen; jenseits der Gonanthen habe ich keine Eizellen im Blastostyl angetroffen. Sie liegen einzeln oder zu zwei und drei gruppiert in wenig vorstehenden Verdickungen des Ectoderms und rücken scheinbar passiv in die an derselben Stelle hervorwachsenden Knospen hinein, wo sie bald am Scheitel, bald seitlich zu sehen sind. Doch fand ich zahlreiche junge Knospen, die keine Eizellen enthielten und deren Blastostyl ebenfalls keine oder etwa nur eine Eizelle zeigte. Angesichts der so außerordentlich frühe auftretenden Bildung des dünnen Knospenstiels ist es nicht recht wahrscheinlich, daß Eizellen, die etwa später im Blastostyl entstehen, durch jene Stücke aktiv in die Knospen einwandern sollten; anderseits sehe ich in einigen dieser Knospen hier und dort eine Ectodermzelle mit dunklerem Protoplasma, die ganz wohl zu einer Eizelle auswachsen könnte. Es ist also nicht ausgeschlossen, daß die Keimzone von *Dicoryne* sich vom Blastostyl bis in die Gonanthen ausdehnt.

In den Gonanthen bleiben die Eizellen im Ectoderm, unmittelbar an der Grenzlamelle liegen; bei einer gewissen Größe werden sie aber auch außen von einer neuentstandenen Grenzlamelle überzogen und so vom Ectodermepithel getrennt. Die reifenden Eier befinden sich also zwischen dem Ectoderm und dem Entoderm. — In der Regel sind sie in der Zweizahl vorhanden und einander gegenüber gelagert (Fig. 126); doch kommen auch drei und vier oder nur eine Eizelle in einem Gonanthen vor (Fig. 123—125). Sobald sie größer werden, platten sie sich gegen den Entodermschlauch ab und drücken ihn etwas zusammen, während sie das Ectoderm stark ausbuchten und verdünnen. Dagegen bleibt das letztere in der Zone zwischen den beiden Eizellen, sowohl seitlich wie am Scheitel dick und mit dem Entoderm fest verbunden.

Die Gonanthen von *Dicoryne* gehören zu den einfachsten, die bei den Hydropolypen gefunden werden. Die einzige Veränderung, die die jüngsten zweischichtigen Hohlknospen erfahren, besteht in der Abdrängung des Entodermschlauchs vom Ectoderm durch die Eizellen. Dadurch gleichen sie den Gonanthen von *Heterocotyle conybearei* und den weiblichen Gonanthen von *Eudendrium*. Selbst nachdem die basalen Tentakel in der Hauptebene des Entodermschlauchs entstanden sind, ist an ihnen keinerlei Medusenähnlichkeit erreicht, wie ALLMAN meint (Nr. 3, S. 227). Diese seine Ansicht hängt natürlich aufs engste mit seiner Hypothese von dem Ursprung der Medusen zusammen, wonach hohle Tentakel, die von der Basis des Hypostoms eines Hydranthen aufwüchsen und eine sie verbindende Membran mit sich zögen, die Grundlage der Umbrella mit den Radialkanälen bildeten, worauf das Hypostom direkt in das Manubrium überging. Davon ausgehend hält er die Gonanthen von *Dicoryne* gewissermaßen für die polypoide Vorstufe einer Meduse, deren Bau erreicht wäre, sobald die Glocke mit allen ihren Teilen um den Gonanthen aufwüchse. Nun zeigt aber die Entwicklungsgeschichte der Medusen, daß deren ganze Organisation innerhalb der Knospe und nicht außerhalb derselben entsteht, und zwar durch vier in ihrer Wand eingeschlossene Radialschläuche und einen inneren Glockenkern, in dem sich das Manubrium erst als Neubildung entwickelt. Von einer medusoiden Bildung kann also bei den Gonanthen von *Dicoryne* gar nicht die Rede sein; und mit viel größerem Recht kann man behaupten, daß die basalen Tentakel dieser Gonanthen deren Polypenähnlichkeit unzweideutig hervortreten lassen; es fehlt nur noch der Mund, um ein Hydranthenköpfchen vollständig zu machen.

11. Hydractinia echinata (Taf. VI).

Bekanntlich rührt die erste genaue Untersuchung der Gonanthen von *Hydractinia echinata* von E. van Beneden her (Nr. 6, S. 38—61). Nach ihm sind sie anfangs einfache Ausstülpungen der zweischichtigen Wand des Blastostyls, an deren Scheitel alsbald eine Verdickung des Ectoderms entsteht und einwärts gegen das Entoderm vordringt, um sich dann in eine flache, zweischichtige Kalotte zu verwandeln, die sich über die Kuppe des Entodermschlauchs oder den »Spadix« ausbreitet. Diese Kalotte (Glockenkern — Weismann) kann aber auch durch eine Einstülpung des Ectoderms entstehen. Während ihrer Abplattung und Ausbreitung dringt der Rand der Entodermkuppe zwischen die Kalotte und das Außenectoderm ein und überzieht die erstere als dünne und einschichtige »Medusoidlamelle« (Entodermlamelle) bis zum Scheitel; dort verwächst die halbkuglige Lamelle, wogegen ihr unterer Rand sich vom Spadix ablöst.

Die Eizellen entstehen nach L. van Beneden im Entoderm des Blastostyls und wandern in die Gonanthen ein; indem sie dort beträchtlich wachsen, drängen sie die Entodermzellen in zwei Lagen auseinander, eine äußere, die der Ectodermkalotte anliegt, und eine innere, die die Entodermhöhle begrenzt. — Die Spermatoblasten entständen dagegen aus der dicken tieferen Schicht der Ectodermkalotte, während die Außenschicht dünn bleibt; daher bezeichnet van Beneden die Kalotte schlechtweg als Hodenanlage, die bei den weiblichen Individuen indifferent bleibt, aber immerhin auf einen hermaphroditischen Ursprung der Gonanthen hinweist. Anderseits erkennt van Beneden in derselben zweischichtigen Hodenanlage die Vorstufe des später sogenannten Glockenkerns, d. h. des Subumbrellarepithels und des ectodermalen Überzugs des Manubrium der Medusen.

Weismann (Nr. 70, S. 78 ff.) bestätigt die Beobachtungen van Benedens bis auf zwei Punkte, den Ursprung der männlichen Keimzellen und die Deutung der Gonanthen. Die Spermatoblasten entständen nicht im Glockenkern, vielmehr ebenso wie die Eizellen im Entoderm des Blastostyls; nach ihrer Einwanderung in die am Köpfchen des Blastostyls sprossenden Gonanthen durchsetzen sie in der Kuppe des Entodermschlauchs die siebförmig durchbrochene Grenzlamelle, um sich in der tieferen Schicht des Glockenkerns anzusammeln. Ebenso befinden sich auch die in den Gonanthen eingewanderten Eizellen sehr bald außerhalb der Grenzlamelle, also im Ectoderm, wenngleich sie noch in großen Gonanthen an drei Seiten von Entodermzellen umgeben würden. — Daß die beiderlei Urkeimzellen, obgleich sie sich im Entoderm differenzieren, dennoch aus dem Ectoderm stammen, lasse sich zwar nicht direkt beweisen, aber durch den Vergleich mit andern Formen, wo dieser Ursprung zweifellos sei, sicherstellen. Im übrigen betont Weismann, daß durch van Beneden der medusoide Bau der Gonanthen von *Hydractinia* nachgewiesen sei, daß diese Übereinstimmung jedoch nur darauf zurückzuführen sei, daß sie von vollkommenen Medusen abstammten, rückgebildete Medusen seien.

Endlich hat Bunting (Nr. 10, S. 208—211) *Hydractinia* einer erneuten Untersuchung unterzogen und ist dabei zu teilweise andern Ergebnissen gelangt. Der Glockenkern der Gonanthen entsteht wahrscheinlich aus einzelnen aus dem Ectoderm ins Innere vorrückenden Zellen, die nach ihrer Vermehrung zwei Schichten bilden, von denen die innere in den weiblichen Gonanthen die aus dem Entoderm hervortretenden Eizellen überzieht, in den männlichen Individuen aber die Spermatoblasten erzeugt. An den älteren Spermarien lassen sich bisweilen zwei deckende Schichten unterscheiden, doch wird eine Entodermlamelle überhaupt nicht erwähnt und findet sich auch in den Abbildungen nicht vor.

Die Gonanthen von *Hydractinia echinata* sitzen an dem Blastostyl unterhalb der von van Beneden zuerst beschriebenen Cambiumzone, also genau an derselben Stelle wie die Gonanthen von *Corydendrium*. Wie Weismann mit Recht hervorhob (Nr. 70, S. 40) gehören die Cambium- und die Knospungszone von *Corydendrium* zum Stiel; denn wollte man diese Zonen zum Köpfchen des Hydranthen rechnen, so entständen nicht nur die Gonanthen, sondern auch die neuen Hydranthen am Köpfchen, was sonst nirgends vorkommt. Wegen der genannten übereinstimmenden Lagebeziehungen bei *Corydendrium* und *Hydractinia* muß also auch für die letztere Art angenommen werden, daß ihre Gonanthen am Stiel des Blastostyls knospen. Es ist mir daher nicht recht verständlich, warum Weismann bei *Hydractinia* nicht nur die Cambiumzone, sondern auch die Knospungszone zum Köpfchen des Blastostyls rechnet und daher die Gonanthen als Knospen des Köpfchens ansieht.

Die männlichen Gonanthen. Ich stelle sie voran, weil ich gerade unter ihnen die frühesten Entwicklungsstufen antraf. Die Spermatoblasten zeigen sich schon im Entoderm des Blastostyls, wo sie durch ihre starke Färbbarkeit und ihre unregelmäßigen, eckigen

Formen kenntlich sind. Ich sehe sie ungefähr ebenso entstehen wie die Eizellen von *Corydendrium, Clava* u. a. (S. 59, 60): nachdem der Kern einer Entodermzelle sich verdoppelt hat, sammelt sich um einen derselben, ohne daß er sich vergrößerte und aufhellte wie an einer Eizelle, eine ziemlich breite dunkle Plasmazone, die nun als junger Spermatoblast in der Mutterzelle liegen bleibt (Fig. 128—130). Dasselbe kann aber auch um den ungeteilten Kern oder um beide Kernhälften der Bildungszelle geschehen. Ich muß also WEISMANN gegen VAN BENEDEN und BUNTING bestätigen, daß die Spermatoblasten von *Hydractinia echinata* sich im Entoderm und nicht im Ectoderm differenzieren. Dagegen widerlegt diese Entstehung der Spermatoblasten die Vermutung WEISMANNS, daß sie aus dem Ectoderm einwanderten, schon deshalb, weil ihre Differenzierung nicht an ganzen Zellen, sondern innerhalb der Epithelzellen des Entoderms beginnt. Auch ist es klar, daß die in ihren Mutterzellen liegenden jungen Spermatoblasten nicht selbständig in die Gonanthenknospen einwandern, sondern nur passiv mit ihren Mutterzellen, d. h. mit dem wachsenden Entoderm dorthin gelangen können. Endlich bliebe noch zu erwähnen, daß die beschriebene Differenzierung von Spermatoblasten vom ersten Stadium an auch innerhalb der Gonanthenknospen anzutreffen ist.

Aus allen diesen Befunden ergibt sich daher, daß die Spermatoblasten von *Hydractinia* in und aus den Entodermzellen entstehen und nur einer passiven Ortsveränderung unterliegen, daß zweitens die Keimzone dieser Polypen sich vom Blastostyl bis in die Gonanthen hinein erstreckt.

Nachdem die Gonanthen als indifferente Hohlknospen hervorgewachsen sind, findet ihre erste wesentliche Veränderung an ihrem Scheitel statt, wo sich das Ectoderm durch Zellteilungen verdickt und infolgedessen einen knopfförmigen Vorsprung gegen das Entoderm bildet (Fig. 131). Eine vorausgehende »Einstülpung« des Ectoderms (VAN BENEDEN) habe ich nicht gesehen; da sie auch in den homologen Scheitelplatten andrer Gonanthen fehlt und auch bei den allgemeinen Vergleichen aller Geschlechtsindividuen keinerlei Bedeutung gewinnt, kann sie, falls sie gelegentlich wirklich vorkommt, nur als eine zufällige Variante bei der Wucherung des apicalen Ectoderms angesehen werden.

Die knopfförmige Gestalt dieser Wucherung, die das Entoderm entsprechend eindrückt, dauert jedoch nur eine kurze Zeit; während sich die kompakte Masse vom übrigen Ectoderm (Außenectoderm) ablöst, plattet sie sich an der Unterseite ab und ruht dann in Gestalt einer plan-konvexen Linse auf der wieder eben gewordenen Entodermkuppe (Fig. 130). Durch weiteres Wachstum breitet sie sich über den Entodermschlauch abwärts aus und gewinnt dadurch die von van Beneden gut gekennzeichnete Form einer in einen scharfen Rand auslaufenden Kalotte (Fig. 132). Währenddessen spaltet sich eine obere dünne Zellenlage von ihr ab, doch bleibt sie ein Ganzes, da beide Schichten am Rande zusammenhängen.

Soweit stimme ich mit van Beneden überein. Dagegen muß ich seiner weiteren, von Weismann wiederholten Angabe, daß zwischen die abwärts wachsende Kalotte und das Außenectoderm sich eine dünne Entodermlamelle vorschiebt, um so eine der vermeintlichen Entodermlamelle der Medusen homologe Bildung herzustellen, auf das bestimmteste widersprechen. Eine solche Lamelle kommt in den Gonanthen von *Hydractinia* niemals vor; denn mag auch die Außenschicht der Kalotte gelegentlich und stellenweise zweischichtig erscheinen, so bleibt die letztere doch stets eine einheitliche ectodermale Bildung und dem Außenectoderm unmittelbar angelagert und nur durch eine Grenzlamelle von ihr geschieden. Eine ebensolche Grenzlamelle ist stellenweise auch zwischen der Kalotte und dem Entoderm wahrzunehmen; es ist mir aber nicht möglich gewesen festzustellen, welches die ursprüngliche Grenzlamelle ist und welche neu entsteht.

Während der Ausbreitung der zweischichtigen Kalotte vermehren sich die Spermatoblasten durch häufige Teilungen und sammeln sich an der äußeren Peripherie des Entoderms an, um darauf in die dickere Innenschicht der Kalotte überzutreten. Dies vollzieht sich aber nach meinen Beobachtungen nicht zu der Zeit, wann die Anlage der Kalotte noch als ein indifferenter Zellenballen nur über der Entodermkuppe ruht, sondern nachdem sie ungefähr die Hälfte des Entodermschlauchs überzogen hat. Auch konnte ich mich nicht davon überzeugen, daß die Spermatoblasten einzeln durch Löcher der Grenzlamelle hindurchtreten; meine Befunde sprechen vielmehr für eine ganz andre Art der »Auswanderung« der Samenzellen aus dem Entoderm.

Nachdem sie sich in der Tiefe des Entoderms angesammelt haben, sind sie zunächst noch durch die Grenzlamelle von der Ectodermkalotte getrennt, hängen aber mit dem übrigen Entoderm mehr oder weniger kontinuierlich zusammen, obgleich sie als zwei gesonderte Schichten imponieren. Etwas später schwindet jene Grenzlamelle völlig, so daß Samenzellen und Kalotte zu einer einzigen Schicht zusammentreten. Dies kann aber nicht die Folge einer Einwanderung der Samenzellen durch die Grenzlamelle in die Kalotte sein; denn wie die größere untere Hälfte des Querdurchschnitts Fig. 133 zeigt, besteht der frühere Zusammenhang der Samenzellen mit dem übrigen Entoderm noch unverändert. Nur in einem kleineren (oberen) Abschnitt des Durchschnitts zeigt sich bereits eine Trennung beider Teile, die sich weiterhin über deren ganzen Umfang ausbreitet. Dabei handelt es sich, wie der Vergleich mit dem früheren Zustande beweist, keineswegs um eine Lageveränderung der Samenzellenschicht, sondern nur darum, daß die mit ihr zusammenhängenden Entodermteile sich ablösen und zu einem glatt begrenzten Epithel werden, ähnlich wie die oben erwähnten jungen Eizellen von *Corydendrium* sich von ihren Deckzellen trennen. Zwischen den auf diese Weise getrennten beiden Schichten der Gonanthen von *Hydractinia*, dem Spermarium und dem Entoderm, scheint sich zuletzt eine neue Grenzlamelle zu bilden (Fig. 134).

Das Ergebnis dieser Befunde würde also lauten: nachdem die Samenzellen sich an der äußeren Peripherie des Entoderms angesammelt haben, schwindet die sie deckende Grenzlamelle, und vereinigen sie sich mit der Ectodermkalotte zu einer Schicht; darauf trennen sie sich ohne jede Ortsveränderung von dem übrigen Entoderm, das sich zu einem gegen sie scharf abgegrenzten Epithel ordnet.

Die Außenschicht oder »Deckschicht« der Kalotte ist anfangs nicht nur scharf von der Innenschicht getrennt, sondern durch eine bedeutende Abplattung von ihr unterschieden. Ihre Zellen erscheinen auf Durchschnitten in der Spindelform, wie sie von jedem Plattenepithel bekannt ist (Fig. 132). Sehr bald verliert sich aber die bestimmte Abgrenzung dieser Schicht, so daß man nur stellenweise einige ihrer Plattenzellen erkennt (Fig. 133, 134). — Über die Schicksale der Innenschicht finde ich keine Angaben. Nach ihrer Vereinigung mit den Samenzellen zu der eigentlichen Hodenanlage sind ihre Zellen zwischen den letzteren noch einigermaßen zu unterscheiden (Fig. 134); sobald aber der Zerfall der Samenzellen in immer kleinere Elemente fortgeschritten ist, fehlt in den mittelgroßen Spermarien, die den sich allmählich zusammenziehenden Entodermschlauch wie ein dicker Mantel umschließen, jedes Unterscheidungsmerkmal zwischen den Sexualzellen und dem interstitiellen ectodermalen Gewebe. Erst später, wann die Lichtung des Entodermschlauchs zu schwinden beginnt, und seine Zellen der Auflösung entgegengehen, zeigen sich in der kompakten dunklen und kleinzelligen Samenmasse unregelmäßige oder kuglige helle Lacunen, in denen ein Zellengerüst mit helleren und größeren Kernen als diejenigen des Sperma liegt (Fig. 135). Dieses Zwischengewebe, das uns noch in andern Spermarien (*Cordylophora*, *Theca-*

phora) begegnen wird, ist natürlich der Rest der früheren Innenschicht der Kalotte, der wahrscheinlich an halbentleerten Gonanthen noch deutlicher als richtiges bindegewebsartiges Füllgewebe hervortreten würde, wie es sich auch in den weiblichen Gonanthen unverkennbar zeigt.

In den reifenden männlichen Gonanthen ist das Außenectoderm namentlich in der distalen Hälfte außerordentlich verdünnt. Dies nimmt an den vollreifen Gonanthen so zu, daß sie wie dünne mit Sperma gefüllte Blasen erscheinen, in deren Mitte die undeutlichen Reste des Entodermschlauchs liegen.

Die weiblichen Gonanthen durchlaufen im allgemeinen dieselbe Entwicklung wie die männlichen. Die aus dem Blastostyl eingewanderten Eizellen liegen an der äußeren Peripherie des Entoderms; sie sind dann schon so groß, daß unter ihrem Druck die sie bedeckenden Entodermzellen abgeplattet werden, während die sie seitlich einfassenden Zellen cylindrisch bleiben (Fig. 136). Auch nach außen wirken die größeren Eizellen in ähnlicher Weise; denn die doppelschichtige ectodermale Kalotte wird durch die nach außen vorspringenden Eizellen stellenweise bis zur Unkenntlichkeit zusammengedrückt (Fig. 137). Eine Grenzlamelle ist zwischen dem Entoderm und der Kalotte zunächst weniger sicher nachzuweisen als zwischen der letzteren und dem Außenectoderm.

Wie Weismann richtig angibt, bleiben die Eizellen nicht im Entoderm, sondern verlassen es und gelangen ins Ectoderm. Den Vorgang selbst hat er nicht verfolgen können, ihn aber aus den Beobachtungen an älteren Gonanthen erschlossen. Da die Eizellen dort außerhalb der das Entoderm überziehenden Grenzlamelle, also innerhalb der ectodermalen Kalotte liegen, müßten sie nach seiner Ansicht durch die Grenzlamelle hindurch aus dem Entoderm ausgewandert sein. »Während sie (die Grenzlamelle) aber vorher glatt unter diesen (Eizellen) weg lief, sendet sie jetzt spitze Ausläufer in die Lücken zwischen den rundlichen Eizellen hinein, welche natürlich von Entodermzellen getragen werden. So liegen dann also die Eizellen zwar außerhalb der Stützlamelle, werden aber trotzdem von drei Seiten her vom Entoderm umfaßt« (Nr. 70, S. 78). Nur außen liegen Reste des »Glockenkerns« (Kalotte) in den Furchen zwischen den Eizellen.

Diese Darstellung und Deutung ist nach meinen Beobachtungen nicht richtig. Die wachsenden Eizellen wölben sich, wie schon bemerkt wurde, schon während der Ausbreitung der Kalotte über das Niveau des Entoderms nach außen hervor, oft mit ihrer ganzen äußeren Hälfte;

dabei verlassen sie aber keineswegs ihren Platz, da gerade die größeren unter ihnen nach wie vor bis dicht an die freie Innenfläche des Entoderms reichen (Fig. 137, 138). Jene Vorwölbung beruht also nur auf dem ansehnlichen Wachstum der Eizellen. Daher ist auch das Entoderm trotz seiner Dicke zwischen den äußeren Vorwölbungen der Eizellen eingesenkt, und diese Einsenkungen werden von Zellen der Kalotte ausgefüllt. Eine das Entoderm und die Eizellen überziehende Grenzlamelle ist dann noch weniger kenntlich als vorher (S. 74), also offenbar wie in den männlichen Gonanthen im Schwunde begriffen. In dem Maße als die Eizellen sich vergrößern und dichter zusammenrücken, werden auch die zwischen sie eingesenkten Kalottenteile ebenso zusammengepreßt wie zwischen den Eizellen und dem Außenectoderm. Unterdessen geraten alle Entodermzellen an die Innenseite der Eizellen und ordnen sich dort zu einem gleichmäßigen, glatten Epithel an (Fig. 138, 139).

Diese Erscheinung könnte natürlich am einfachsten im Sinne Weismanns als eine Folge eines aktiven Austritts der Eizellen aus dem Entoderm aufgefaßt werden. Da jedoch der Entodermschlauch während dieser Veränderung merklich enger wird, so ist es ausgeschlossen, daß das Entodermepithel an seiner alten Stelle liegen bleibt und nur die Eizellen aus ihm heraustreten; es muß vielmehr angenommen werden, daß es sich unter dem Druck der Eizellen nach innen zusammenzieht. Die Eizellen werden also passiv an die Außenseite des Entodermepithels verlagert, ohne eine Grenzlamelle zu durchbrechen; denn die angebliche Grenzlamelle, die nach Weismann unter den Eizellen glatt hinweglaufen und dann Ausläufer zwischen sie entsenden soll, ist etwas ganz andres.

Während der beschriebenen Entodermverschiebung rücken nämlich die zwischen die Eizellen vorgedrungenen Teile der Kalotte an die Stelle des zurückweichenden Entoderms vor und umwachsen die Eizellen sehr bald allseitig. Allerdings sind die Zellkerne dieses Füllgewebes infolge des von den Eizellen ausgeübten Druckes in der Regel, aber nicht ohne Ausnahmen, auf die Zwickelräume beschränkt; doch bleiben die sie verbindenden, auf die Stärke von Cuticularmembranen reduzierten Zellenleiber stets ebenso deutlich wie die kernhaltigen Strecken (Fig. 139). Und daran ändert sich nichts, wenn später die noch weiter vergrößerten Eizellen den Entodermschlauch so zusammendrücken, daß er mit scharfen Kanten zwischen ihre konvexen Innenflächen vorspringt: ihre eigentliche und vollständige Umhüllung nach der Art von Eifollikeln liefert die ectodermale Kalotte, und sie sind durch dieses Gewebe von dem Entoderm völlig geschieden (Fig. 140). Die Einlagerung der Eizellen in eine ectodermale Schicht ist also viel vollständiger, als es Weismann infolge einer nicht zutreffenden Deutung annahm.

Nur an einer Stelle, am Scheitel, wird der Entodermschlauch nicht von Eizellen überlagert, sondern nur durch eine dünne Kalottenschicht vom Außenectoderm getrennt. Die Deckschicht der Kalotte bleibt in den weiblichen Gonanthen so wenig wie in den männlichen deutlich gesondert; auf den späteren Entwicklungsstufen ist sie selbst auf kurze Strecken nur schwer und selten nachweisbar. — Das Außenectoderm verdünnt sich über den Ovarien ebenso wie über den Spermarien.

Wie wir sahen, halten van Beneden und Weismann die ursprünglich zweischichtige innere Ectodermkalotte in den Gonanthen von *Hydractinia echinata* für einen echten Glockenkern und glauben ferner eine zwischen ihm und dem Außenectoderm liegende »Entodermlamelle« zu erkennen, so daß die Hauptgrundlagen der Medusenbildung in jenen Keimbehältern nachweisbar seien. Natürlich ist damit die Frage, ob die letzteren als Vorstufe einer Medusenbildung (van Beneden) oder als rückgebildete Medusen aufzufassen seien (Weismann), nicht entschieden, sondern erst gestellt. Doch braucht auf deren Diskussion hier gar nicht eingegangen zu werden, da, wie gesagt, die Befunde und Annahmen beider Forscher nicht zutreffen. Selbst wenn die Gonanthen von *Hydractinia echinata* wirklich die fragliche Entodermlamelle besäßen, so wäre dies für den Vergleich mit echten Hydromedusen ziemlich gleichgültig, nachdem es sich herausgestellt hat, daß eine solche Lamelle in jenen Medusen überhaupt nicht vorkommt, wie meine voranstehenden Untersuchungen an sieben verschiedenen Gattungen — wozu noch *Obelia* und *Clytia* kommen (s. u.) — beweisen. Nun beruht aber des weiteren die Annahme jener Entodermlamelle bei *Hydractinia*, wie ich zeigte, auf einem Irrtum, und so entfällt dieses das Entoderm betreffende Moment überhaupt gänzlich für den Vergleich mit Hydromedusen. Die Gonanthen von *Hydractinia echinata* enthalten zu keiner Zeit eine andre Entodermbildung als den ursprünglichen ungeteilten Entodermschlauch, der folglich ebensowenig wie derjenige in den Gonanthen von *Eudendrium* und *Dicoryne* (S. 66) u. a. Hydropolypen als »Spadix« bezeichnet werden kann.

Folglich bliebe für den Vergleich unsrer Gonanthen mit echten Hydromedusen nur die ectodermale innere Kalotte der ersteren übrig.

Nach ihrer Entstehung aus einer apicalen Verdickung und Einwucherung des Knospenectoderms, die alsdann sich vom letzteren ablöst, um als zweischichtige Kappe die Keimzellen zu umhüllen und in sich aufzunehmen, kann sie allerdings bis zu einem gewissen Grade mit dem Glockenkern einer Medusenknospe verglichen werden. Dies genügt aber noch keineswegs zur Lösung der oben ausgesprochenen Frage, in welchem besonderen Zusammenhang die Gonanthen von *Hydractinia* mit wirklichen Hydromedusen stehen.

Da der Glockenkern nur eine von den integrierenden Grundlagen des Medusenbaues ist, und die andern mindestens ebenso wichtigen Grundlagen, nämlich die Radialschläuche, in den fraglichen Keimträgern vollständig fehlen, kann von einer medusoiden Bildung der Gonanthen von *Hydractinia echinata* nicht wohl die Rede sein. Nun kann man ja allerdings bis auf weiteres die Möglichkeit zugeben, daß dieser Zustand derselben Gonanthen durch eine vollständige Rückbildung der einst vorhanden gewesenen Radialschläuche und aller daraus entwickelten Gebilde herbeigeführt worden sei. Diese vage Möglichkeit könnte aber für die Geschichte der Gonanthen nur dann in Frage kommen, wenn sie von andern tatsächlichen Befunden genügend unterstützt würde. Solche fehlen aber nicht nur in den bisher erörterten Erscheinungen, sondern auch, wie wir sehen werden, in der Entwicklungsgeschichte der Gonanthen überhaupt.

Anderseits ist aber auch die entgegengesetzte Ansicht von der stammesgeschichtlichen Bedeutung der Gonanthen von *Hydractinia*, daß sie nämlich eine Vorstufe der Medusenbildung darstellten, nicht weniger hypothetisch als die zuerst erörterte Möglichkeit. Wenn diese letztere mit der Rückbildung der Radialschläuche rechnet, würde die zweite Hypothese so lauten, daß die Medusenbildung mit einem glockenkernartigen Organ begann, neben dem die Radialschläuche noch fehlten, um erst auf einer weiteren Stufe hinzuzukommen. Aber auch in diesem Fall kann ein irgendwie beachtenswertes Urteil erst nach einer Prüfung möglichst zahlreicher andrer Gonanthen gefällt werden. Vorläufig muß ich mich daher auf die Erörterung beschränken, ob die innere Ectodermkalotte von *Hydractinia* nach ihren jetzt festgestellten Lagebeziehungen einem echten Glockenkern vollständig homolog ist.

In ihrer ersten Anlage entspricht diese Kalotte im allgemeinen allerdings einem sich einsenkenden und aushöhlenden Glockenkern; darauf divergieren aber die beiden Entwicklungsverläufe sehr wesentlich. Der echte Glockenkern paßt sich dem von den peripherischen Radialschläuchen abgesteckten Binnenraume an, liegt also innerhalb der entodermalen Teile der Umbrella, wobei die Erhebung des Manubrium nur eine sekundäre Erscheinung ist, die, wie sich zeigen wird, auch ausbleiben kann, ohne den Medusenbau aufzuheben (*Eucopella*, *Campanularia calyculata*). Die Ectodermkalotte von *Hydractinia* umschließt dagegen den ganzen Entodermschlauch, der in der fertigen Meduse überhaupt kein Homologon mehr hat, namentlich nicht im Spadix (S. 76). Würde sich also diese zweischichtige Kalotte selbst ähnlich einer Glockenhöhle aufblähen, so würde der von der Gonade überdeckte Entodermschlauch bloß eine täuschende Ähnlichkeit mit einem Manubrium haben, im Grunde aber jede Homologie mit einem Meduseninnern aufheben. Die Übereinstimmung zwischen einem Glockenkern und der Kalotte bliebe also auf die schon bezeichneten Punkte, den ectodermalen Ursprung und die Beziehung zu den Gonaden, beschränkt, und folglich nur eine ganz allgemeine Homologie. Nimmt man dazu, daß dieselben Homologa andrer Gonanthen (*Cordylophora*, viele *Thecaphora*) sogar die äußere Formähnlichkeit der ersten Kalottenanlage mit einem Glockenkern vollständig vermissen lassen, so wird man jener allgemeinen Homologie keinen höheren Wert beimessen als derjenigen einzelner Embryonalschichten, z. B. des Mesoderms in verschiedenen Tierstämmen. — Ich werde daher alle jene vom ursprünglichen Ectoderm sich ablösenden und nach innen zur Aufnahme der Keimzellen einwuchernden Teile ganz allgemein als Parectoderm oder Innenectoderm bezeichnen. Das außen zurückbleibende Ectoderm behält dann den schon gebrauchten Namen »Außenectoderm«.

12. Clava multicornis (Taf. VII).

Bisher wurden nur die Gonanthen von *Clava squamata* untersucht, der aber die *Clava multicornis*, die zu meinen Beobachtungen diente, sehr nahe steht. Die Gonanthen von *Clava* sprossen gruppenweise an den unverästelten Hydranthen, dicht unter der Tentakelzone. Jede solche Gonanthengruppe entspringt auf einem ganz kurzen gemeinsamen Stiel, der im allgemeinen ebenso wie bei *Tubularia* dadurch entsteht, daß aus der Basis der ersten Knospe neue Knospen hervorwachsen, und diese gemeinsame Wurzel sich später etwas zusammenzieht. Ich sehe daher keinen triftigen Grund, in dieser gemeinsamen Wurzel, die niemals als ein besonderes Individuum zwischen den Gonanthen hervortritt, ein rudimentäres Blastostyl zu erblicken (HARM Nr. 39 S. 118) und bleibe daher bei der schon von ALLMAN und WEISMANN vertretenen

Ansicht, daß jene Gonanthenstiele nur aus einer Anhäufung von Knospen entstehen, und daß die eigentlichen Träger der letzteren die Hydranthen sind.

Nach WEISMANN (Nr. 70, S. 21—25) entsteht in männlichen und weiblichen Individuen von *Clava squamata* am Scheitel der hohlen Gonanthenknospe, wahrscheinlich durch Einstülpung des Ectoderms, ein hohler Glockenkern, dessen Vordringen gegen den Entodermschlauch eine doppelwandige Entodermlamelle hervorruft, die ihn wie ein Becher aufnimmt und später ganz umwächst. Unter dem flach gewordenen Glockenkern erhebt sich ein »Spadix« aus der Entodermkuppe. Der wesentlichste Unterschied in beiden Geschlechtern ist der, daß die Spermatoblasten aus dem ectodermalen Überzug des Spadix entstehen, die Eizellen aber im Entoderm des Gonanthen oder im gemeinsamen Stiel eines Gonanthenbündels. Im Hydranthen kämen keine Eizellen vor; auch sei ihre Entstehung aus Entodermzellen nicht nachweisbar, so daß sie möglicherweise aus dem Ectoderm einwanderten. Die Eizellen, von denen stets zwei sich schon in den jüngsten Gonanthen befinden, liegen anfangs unter der Wurzel der Entodermlamelle, d. h. unter dem aufgebogenen Entodermrande, rücken aber später darüber vor und zugleich aus dem Entoderm in den ectodermalen Überzug des Spadix, »also in die untere Wand des Glockenkerns«. — Alle genannten Teile der »Medusenglocke« bleiben lange kenntlich; zuletzt zieht sich aber der Spadix zwischen den Eizellen zurück.

HARM (Nr. 39 S. 123—129) läßt den Glockenkern ebenfalls durch eine Einstülpung entstehen, die den zweischichtigen Entodermbecher erzeugt. Die später einschichtig gewordene Entodermlamelle bleibt sichtbar, nachdem der Glockenkern schon verschwunden ist. Über den Ursprung der Keimzellen erfahren wir folgendes (a. a. O. S. 119—121). Die Eizellen entstehen im Ectoderm der jungen Hydranthen als plasmareiche, intensiv färbbare Elemente mit pseudopodienartigen Fortsätzen; um die Zeit, wann die Gonanthen knospen, sind jene »Keimzellen« sämtlich ins Entoderm übergetreten, wo sie sich zu den eigentlichen »Eizellen« differenzieren und durch Nährzellen vergrößern. Ausnahmsweise finden sich auch im Ectoderm der Gonanthen junge Eizellen, die sich aber nicht weiter entwickeln (a. a. O. S. 127). — Die männlichen Keimzellen entstehen ebenso, ähneln auch den jungen Eizellen außerordentlich; sie wandern noch vor der Bildung des Glockenkerns in das Entoderm der Knospen ein und sammeln sich dann unter dem Glockenkern an (a. a. O. S. 132).

Diese ausführliche Darstellung der Entstehung der beiderlei Keimzellen von *Clava squamata* veranlaßte mich, dieselbe Entstehung auch bei *Clava multicornis* genauer zu verfolgen. Ich stimme mit Harm darin überein, daß die Keimzone der Eizellen von *Clava* sich über den Hydranthen und dessen junge Knospen erstreckt und nicht bloß auf die letzteren und ihre Stiele beschränkt ist, wie Weismann annahm; ich kann noch hinzufügen, daß bei *Clava multicornis* junge aber unverkennbare Eizellen auch über der Knospungszone und selbst über der Tentakelzone im Hydranthen vorkommen, dort aber natürlich als aberrante Bildungen einer Rückbildung anheimfallen. Bei dieser Ausdehnung der Keimzone erreichen manche Eizellen im Hydranthen die doppelte Größe der jungen Eizellen in den Knospen; ferner enthalten einige von den allerjüngsten Knospen schon Eizellen, während ältere bereits keulenförmige Knospen solche noch entbehren. Kurz — irgend eine Regelmäßigkeit existiert in der Entwicklung der Eizellen nicht.

Bezüglich der Keimstätte der Eizellen bin ich aber zu ganz andern Ergebnissen gelangt als Harm; denn ich sehe die Eizellen von *Clava multicornis* überall, im Hydranthen und seinen Knospen, ausschließlich im Entoderm entstehen, und zwar in derselben Weise, wie ich es bereits für *Corydendrium* beschrieb.

Die erste Veränderung der sich zur Eizellenbildung anschickenden Entodermzellen besteht darin, daß ihre Kerne sich auf zwei bis drei vermehren (Fig. 167); dann erweitert sich ihre untere Hälfte auf Kosten der zusammengedrückten Nachbarzellen, so daß die ganze Bildungszelle sehr auffallend konisch wird, zugleich vergrößert sich der in der Tiefe befindliche Kern und der glänzende Nucleolus erhält einen hellen Hof oder der größere Teil des Kerns wird durchsichtig (Fig. 167, 168). Endlich verändert sich auch das den wachsenden Kern umgebende Protoplasma: es verdichtet sich zu einer dichten, dunklen Zone, die anfangs noch sehr dünn ist und wie ein dunkler Ring erscheint, aber allmählich an Umfang zunimmt (Fig. 169). Um dieselbe Zeit trennt sich die untere Hälfte der Bildungszelle, die den vergrößerten halben Kern mit der dunklen Plasmazone enthält, von der unveränderten oberen Zellhälfte und stellt nunmehr die junge Eizelle dar. Während des weiteren Wachstums füllt sie den ihr zugewiesenen unregelmäßigen Raum mit ihrem dunklen Plasma völlig aus (Fig. 170); später rundet sich aber dieses so ab, daß es die Nachbarzellen in entsprechende Formen zusammendrückt (Fig. 148 ff.). Die genetische Zusammengehörigkeit der neugebildeten Eizelle mit der sie überlagernden kleinen konischen Epithelzelle kann unter Umständen noch einige Zeit kenntlich bleiben; dies wird aber undeutlich, sobald die wachsende Eizelle sich unter mehrere Nachbarzellen vorgeschoben und sie abgeplattet hat (Fig. 171).

Diese vollkommen zusammenhängende Entwicklungsreihe der Eizellen im Entoderm von *Clava multicornis* ist noch dadurch zu ergänzen, daß ich im Ectoderm dieses Polypen und seiner Knospen keine Spur von eizellenähnlichen Elementen antraf. Für mich besteht daher kein Zweifel, daß die Eizellen von *Clava multicornis* nur aus umgebildeten halben Entodermzellen hervorgehen. Für die grundsätzlich abweichenden Befunde von Harm bliebe daher, falls sie ebenso evident wären, nur die Erklärung übrig, daß sie eben an einer andern Art derselben Gattung, nämlich an *Clava squamata* erhalten wurden. Ich vermisse aber die Bedingung dieser Erklärung, jene Evidenz der Harmschen Angaben.

Seine »Keimzellen« erscheinen im Ectoderm nur im völlig differenzierten Zustande und durchaus verschieden von dessen Epithelzellen, sowie von den jüngsten Eizellen: kleiner als diese, mit einem Kern, der kleiner ist als selbst die normalen Entodermkerne, aber mit durchweg dunklem Protoplasma und Pseudopodien. Ihre Abstammung von Ectodermzellen ist also keineswegs evident, sondern bestenfalls wegen ihrer Lage wahrscheinlich. Unverändert treten sie alsdann ins Entoderm über, wo Harm später ohne alle Übergänge die jungen Eizellen in der beschriebenen, durchaus abweichenden Bildung antraf. Also auch hier fehlt ein gesicherter Zusammenhang zwischen den Harmschen Keimzellen und den wirklichen Eizellen, der vielmehr nur aus ihrer Lage in derselben Körperschicht des Polypen, dem Entoderm erschlossen wurde. Den Ausschlag gibt aber meines Erachtens die folgende Tatsache.

Wie bei zahlreichen andern Hydropolypen sehe ich auch bei *Clava multicornis* recht häufig coccidienartige Körper mit relativ kleinem Kern, sehr dunklem Plasma und zackigen Umrissen sowohl im Ectoderm als auch bisweilen an der entodermalen Seite der Grenzlamelle; sie sind also in ihrer Organisation und ihrem Vorkommen mit Harms Keimzellen identisch, verändern sich auch ebensowenig — außer gelegentlich durch reichliche Kernvermehrung — und haben mit den Eizellen, die sich neben ihnen entwickeln, nichts zu tun. Auf Grund dieser Tatsachen zweifle ich nicht daran, daß Harm in seinen »Keimzellen« jene Parasiten vor Augen hatte; und dies um so mehr, als Harm, wie gesagt, den Beweis schuldig blieb, daß die angeblichen Keimzellen aus Ectodermzellen hervorgingen und sich in Ei- oder Samenzellen verwandelten, während ich anderseits ihnen ähnliche Vorstufen wirklicher Geschlechtszellen in den zahlreichen Fällen, wo ich deren Entwicklung in ununterbrochenem Zusammenhange verfolgte, vor allem bei *Clava* selbst, dann bei *Corydendrium*, *Hydractinia*, *Sertularia*, *Gonothyraea*, *Obelia* stets vermißt habe. — Dagegen bezweifle ich nicht die Beobachtung von Harm, daß ausnahmsweise wirkliche, aber abortive Eizellen im Ectoderm von *Clava* anzutreffen sind, worauf ich später zurückkomme.

Über die männlichen Keimzellen von *Clava multicornis* kann ich nur aussagen, daß ich sie weder im Außenectoderm noch im Entoderm der Knospe oder gar des Hydranthen gesehen habe, und ihre Entwicklung nur in das aus dem sogenannten Glockenkern, d. h. aus dem Innenectoderm hervorgehende Spermarium selbst verlegen kann. Ich schließe mich also darin Weismann und Thallwitz an; die Angaben Harms über die Samenzellen von *Clava* sind natürlich ebenso zu beurteilen wie diejenigen über die Eizellen.

Ich wende mich nun zur Entwicklungsgeschichte der weiblichen Gonanthen von *Clava multicornis*. Sobald sie annähernd kuglig oder fingerförmig geworden sind, zeigt sich an ihrem Scheitel eine Veränderung des Ectoderms (Fig. 148). Durch Zellteilungen sondert sich an der Grenze der Entodermkuppe ein Zellenhäufchen, das sich gelegentlich, noch bevor es die Grenze des Ectoderms überschritten hat, vom übrigen Ectoderm scharf absetzt und dann in Gestalt eines Kugelsegments auf dem Entoderm ruht (vgl. Fig. 172). Stets ist dieses künftige Innenectoderm (Glockenkern aut.) von einer einfachen Fortsetzung des Außenectoderms bedeckt und veranlaßt eher eine Erhebung als eine Einsenkung des Knospenscheitels, so daß seine Entstehung durch eine Einstülpung des ursprünglichen Ectoderms völlig ausgeschlossen ist. Erst später zeigt sich ausnahmsweise über dem bereits in das Entoderm eingesenkten Innenectoderm eine kleine Delle an der Außenfläche der Knospe, wie es auch Weismann und Harm sahen, was aber nicht ein Rest von der ersten Anlage des Innenectoderms, sondern nur eine gelegentliche Folge derselben ist (Fig. 154). Die Zellen des sich sondernden Innenectoderms ordnen sich bald radiär zum Scheitel an, vermehren und strecken sich, bis das ganze Gebilde linsenförmig wird und mit der untern Hälfte sich in das Entoderm vorwölbt (Fig. 149, 150). Zuletzt rückt es ganz aus dem Ectoderm heraus, das sich darüber wieder zu einem gleichmäßigen Epithel zusammenzieht (Fig. 151, 152).

Dieses linsenförmige Innenectoderm zeigt bisweilen schon eine kleine excentrische Höhlung und plattet sich alsdann unter gleichzeitiger Vergrößerung immer mehr ab; dabei erhält es einen zugeschärften Rand, und die Delle des Entoderms, in der es ruht, wird immer flacher. Dies geschieht oft nicht gleichmäßig, sondern auf einer Seite schneller als auf der andern, wie es die zwei derselben Knospe entnommenen Durchschnitte Fig. 154, 155 beweisen. Links ist der scharfe Rand des Innenectoderms durchweg vorhanden, rechts fehlt er in Fig. 154 so vollständig, daß das Entoderm mit einer etwas aufgebogenen Kante das abgerundete Innenectoderm umgreift, gerade so wie es in den jüngeren Knospen das linsenförmige Innenectoderm rundum einfaßt. Einige Schnitte weiter ist aber das Bild verändert (Fig. 155): die Abplattung und Ausbreitung des Innenectoderms hat nun auch auf der rechten Seite begonnen und die Kante des Entoderms vollständig niedergedrückt, so daß dieses statt einer Delle eine ganz ebene Oberfläche unter dem Innenectoderm zeigt.

Schon zu der Zeit, wann die Anlage des Innenectoderms noch ganz oder zur Hälfte im Außenectoderm liegt, sieht man die äußeren Zellen der Anlage sich von dem Kern ablösen (Fig. 150, 172, 173); dies wird noch deutlicher an dem abgeplatteten, scharfrandigen Innenectoderm, an dessen Oberseite sich sehr bald eine mehr oder weniger zusammenhängende Zone zwischen dem Rande und dem Scheitel von der soliden oder hohlen Kernmasse getrennt hat (Fig. 153—158). Diese Zone verwächst später auch am Scheitel zu einer den Kern oder das eigentliche Innenectoderm vollständig überdeckenden »Außenkappe«, deren Rand sich abwärts auch über die seitlichen Teile des Entoderms vorschiebt (Fig. 159—162). Bevor dies geschieht, kann aber zwischen diesem Rande der Kappe und dem Entoderm ein sehr merklicher Abstand bestehen, indem sich das centrale Innenectoderm oder die Eizellen dazwischen schieben (Fig. 153, 157); wie denn überhaupt alle hier in Betracht kommenden Vorgänge ziemlich unregelmäßig verlaufen.

Durch die Entwicklung der Kappe unterscheidet sich das Innenectoderm von *Clava* von demjenigen der *Hydractinia*; dagegen ist jene Kappe nach den Beschreibungen und Abbildungen von Weismann und Harm zweifellos identisch mit der »Entodermlamelle« dieser Beobachter, die bei *Clava squamata* angeblich aus der Kante des Entoderms hervorgehe, die das linsenförmige Innenectoderm (Glockenkern) anfangs umgreift. Diese Auffassung liegt allerdings sehr nahe, wenn man im Hinblick auf die vielberufene Entodermlamelle der Hydromedusen an den Knospen von *Clava* die Längsdurchschnitte mit dem linsenförmigen, von der aufgebogenen Entodermkante umfaßten Innenectoderm nur mit dem Durchschnittsbilde des vollständig abgeplatteten Innenectoderms vergleicht, in dessen Umkreise die Entodermkante verschwunden und dafür eine Lamelle sichtbar ist, die oft oder meist bis an das Entoderm reicht. Denn nichts scheint dann natürlicher, als die

Identifizierung der früheren Entodermkante mit der vorher nicht bemerkten Lamelle. Und doch ist diese Deutung nach meinen Beobachtungen durchaus unrichtig.

Erstens verliert sie dadurch, daß eine Entodermlamelle bei den Hydromedusen gar nicht existiert, die Stütze der Analogie in gleicher Weise, wie es für *Hydractinia* ausgeführt wurde (S. 76); namentlich aber ergibt sich bei genauer Prüfung aller Zwischenstufen das Unzureichende jenes Vergleichs von nicht unmittelbar zusammenhängenden Zuständen[1]. Die fertige Kappe des Innenectoderms oder die vermeintliche Entodermlamelle hängt eben niemals mit dem Entoderm zusammen, sondern ist stets deutlich von ihm getrennt, bisweilen, wie vorhin bemerkt, durch einen recht merklichen Abstand; entscheidend sind ferner die Beobachtungen, daß die erste Anlage der Kappe sich oft schon innerhalb des ursprünglichen Ectodermepithels zeigt, und daß anderseits die aufgebogene Entodermkante, woraus die »Entodermlamelle« entstehen sollte, verstreicht, ehe eine lamellöse Kappe sichtbar wird (Fig. 155, 157).

Die scheinbare »Entodermlamelle« von *Clava multicornis* entsteht also nicht aus dem Entoderm, sondern spaltet sich als ectodermales Blatt (Außenkappe) vom Innenectoderm (Glockenkern aut.) ab; und da die Gonanthen von *Clava squamata* auf den einzelnen von Weismann und Harm erwähnten Entwicklungsstufen sich ebenso verhalten wie *Clava multicornis*, so fehlt jeder Anlaß, für sie eine völlig andere Entwicklung anzunehmen.

Die übrigen Entwicklungserscheinungen in den weiblichen Gonanthen von *Clava* hängen hauptsächlich mit der Lage der Eizellen im Entoderm zusammen. In der Regel erhält jeder Gonanth allerdings zwei Eizellen; es finden sich aber doch nicht selten Gonanthen mit je einer oder selbst drei Eizellen (Fig. 150, 161, 163). Die im Gonanthen von Anfang an vorhandenen oder in ihn einwandernden Eizellen rücken während seines Wachstums aufwärts; sie liegen dabei beständig in tiefen Nischen des Entoderms, indem sie es gegen die Entodermhöhle entsprechend verdünnen. Die Art und Weise, wie sie bis zum Innenectoderm vordringen, ist jedoch verschieden nach dem Zeitpunkt, wann es geschieht.

---

[1] Ich bemerke dazu, daß die sichere Feststellung der Entwicklung des Innenectoderms nicht ganz leicht ist, weil die nach allen Seiten divergierenden Knospen eine bestimmte Orientierung für die Durchschnitte erschweren oder ausschließen. Ich habe deshalb die vollständigen Durchschnittsserien von rund 30 Hydranthen von *Clava multicornis* mit ihren meist recht zahlreichen Gonanthen untersucht, ehe ich die mitgeteilten Angaben für gesichert hielt.

Ich beginne mit dem Hergang in den jungen Gonanthen, deren Entodermkuppe von dem noch linsenförmigen Innenectoderm eingebuchtet ist und daher eine aufgebogene Kante besitzt (Fig. 148—152). Die sich ihr nähernden Eizellen sollten nach WEISMANNS Ansicht diese Kante, die angebliche Wurzel der Entodermlamelle, überschreiten und dann auf ihr ruhen, worauf ein zapfenförmiger Auswuchs der Entodermkuppe als Spadix zwischen ihnen aufsteigen sollte. Diese Angaben bestätigen sich aber nicht.

Wenn man sich nicht auf einzelne Durchschnittsbilder beschränkt, sondern zahlreiche Schnittserien durchmustert, erhält man eine geschlossene Stufenreihe vom Vorrücken der Eizellen. Sobald sie in ihren Nischen bis an die Entodermkuppe gelangt sind, klemmen sie jederseits zwischen sich und das linsenförmige Innenectoderm eine Falte des Entoderms samt seiner oberen aufgebogenen Kante, der angeblichen Wurzel der Entodermlamelle ein (Fig. 152); unter ihrem fortdauernden Druck verdünnen sich diese beiden Falten und ziehen sich zuletzt in den Mittelteil der Entodermkuppe zurück, wobei natürlich auch jene »Wurzel der Entodermlamelle« verschwindet (Fig. 149, 150).

Dann berühren beide Eizellen das Innenectoderm und fassen die zusammengedrückte Entodermkuppe zwischen sich, während die tiefere seitliche Entodermkante, auf der sie ruhen, dieselbe Nischenwand ist, die schon vor dem Schwunde der oberen Kante existierte, also mit dieser nicht identisch sein kann (Fig. 153, 156).

Mit andern Worten: die vorrückenden Eizellen übersteigen nicht die obere Entodermkante, um auf ihr, also der Entodermkuppe selbst, ruhen zu bleiben, sondern bringen sie zum Schwunde und liegen neben der zwischen ihnen eingeklemmten Entodermkuppe, die nur täuschender Weise als ein neu hervorgewachsener Spadix erscheint. Denn die Querdurchschnitte zeigen, daß der vermeintliche Spadix überhaupt kein zapfenförmiges Gebilde ist, sondern sich zwischen den Eizellen hindurch bis an das Außenectoderm und um die Eizellen sich so ausbreitet, daß diese immer noch in vollkommenen, tiefen Entodermnischen liegen (Fig. 164, 165). Längsdurchschnitte in der eben angegebenen Richtung zwischen den Eizellen hindurch zeigen denn auch eine scheinbar unveränderte Entodermkuppe (Fig. 159).

Sobald die Eizellen das Innenectoderm erreicht haben, beginnt auch dessen Metamorphose, namentlich die Abspaltung der Kappe von dem sich aushöhlenden Kern, worauf sie noch einige Zeit über den Eizellen lagert und vom Entoderm entfernt bleibt (Fig. 153).

In seltenen Fällen sah ich die Eizellen sich der Entodermkuppe erst in späterer Zeit nähern, nämlich dann, wann das Innenectoderm schon ganz flach und die Endfläche der Entodermkuppe ganz eben geworden war, wobei ihre Ränder sich abrundeten (Fig. 157). Dann wurden diese von den herangerückten Eizellen offenbar einfach niedergedrückt und der zwischen ihnen liegende Mittelteil der Entodermkuppe wie in den erstbeschriebenen Fällen zusammengedrückt.

Alle diese Befunde bestätigen einmal, daß es in den Gonanthen von *Clava* eine Entodermlamelle nicht gibt, und daß auch der angebliche Spadix auf einer Täuschung beruht. Weitere Zeugnisse dafür bringt die Untersuchung der späteren Entwicklungsstufen.

In dem Zustande der Gonanthen, den ich als den gewöhnlichen, regelmäßigen nach dem Vorrücken der Eizellen bis in die Entodermkuppe beschrieb, liegen die beiden Eizellen noch immer in mehr oder weniger tiefen Buchten des Entoderms, sind also aus ihm noch nicht herausgetreten (Fig. 156, 160). Dies geschieht erst später und allmählich, aber nicht durch aktive Ortsveränderung der Eizellen, sondern rein passiv dadurch, daß das zwischen ihnen eingeklemmte Entoderm sich zurückzieht (Fig. 162). Offenbar ist dabei vor allem der Druck der wachsenden Eizellen auf jenes Entoderm mit tätig; denn es kann gelegentlich in seinem Mittelteil zu einer dünnen Lamelle zusammengepreßt sein (Fig. 165). — Unterdessen wächst die Kappe des Innenectoderms über die Oberfläche der Eizellen aus, bedeckt sie außen ganz und erstreckt sich bisweilen noch darüber hinaus auf die Außenseite des Entoderms (Fig. 160, 161, 166). Das centrale sackförmige Innenectoderm folgt dieser Ausbreitung seiner Kappe nicht und bleibt größtenteils über der zusammengedrückten Entodermkuppe liegen, während nur sein Rand sich ein wenig auf die Eizellen vorschiebt[1].

Bisweilen stülpt sich sein Scheitel als hohler Zapfen in das Außenectoderm vor, wie ich es häufiger in den männlichen Gonanthen antraf (Fig. 163); anderseits kann es der sich zurückziehenden Entodermkuppe folgend sich zwischen die Eizellen einkeilen. Im ganzen beginnt es, wie schon Harm angab, sehr frühe sich zurückzubilden und zu atrophieren, während die Kappe länger ausdauert und zuletzt die Eizellen über dem abgeflachten Entodermschlauch allein bedeckt. Ich muß daher Harm gegen Weismann beistimmen, daß die Eizellen von *Clava* niemals in einen Teil des »Glockenkerns« oder des centralen Innenectoderms eintreten; und selbst wenn man sich von dem ectodermalen Ursprung der Kappe überzeugt hat, genügt dies nicht, um damit einen Übertritt der von ihr bedeckten Eizellen in das Ectoderm zu konstruieren. Denn erstens verlassen sie das Entoderm, wie wir sahen, ganz passiv und zweitens bleiben sie mit ihm auf einer Seite ebensogut in Berührung, wie sie auf der andern Seite von der Kappe überzogen werden, während die sonst in dieser Frage herangezogene Grenzlamelle unkenntlich bleibt.

---

[1] Dies widerspricht ebenfalls der Annahme einer Entodermlamelle, denn eine Schicht, die wie die Kappe die Eizellen und den angeblichen Spadix rundum überzieht, hat allenfalls die Lagebeziehungen eines Manubrium-Ectoderms und nicht diejenigen eines umbrellaren Entoderms.

Dies finde ich besonders gut durch jene Gonanthen illustriert, die nur je eine Eizelle enthalten[1]. Natürlich wird durch ihr Vorrücken gegen die Entodermkuppe diese seitlich verschoben (Fig. 161); sobald aber die letztere sich zurückgezogen hat, lagert sich die Eizelle, und zwar bisweilen ziemlich frühe, gerade unter das Innenectoderm, bleibt also genau zwischen diesem und dem Entoderm liegen (Fig. 163). Wenn aber die passive Verlagerung der Eizellen an die Außenseite des Entoderms *Clava* und *Hydractinia* gemeinsam zukommt, so bleibt doch der Unterschied bestehen, daß die Eizellen bei *Hydractinia* vom Innenectoderm völlig umsponnen, bei *Clava* dagegen nur überdeckt werden.

Die männlichen Gonanthen von *Clava multicornis* unterscheiden sich von den weiblichen nur darin, daß ihre Keimzellen, wie ich nach WEISMANNS Vorgange (S. 79) annehme, aus dem Innenectoderm hervorgehen; im übrigen zeigen sie nur untergeordnete Eigentümlichkeiten. Die erste Anlage des Innenectoderms zeigt sich wiederum als eine deutlich gesonderte solide Zellenmasse innerhalb des ursprünglichen Ectodermepithels, aus dem sie allmählich hervortritt (Fig. 172, 173); von einer Einstülpung jenes Ectoderms habe ich dabei nichts gesehen. Auch die Ablösung der Außenkappe von dem Kern des Innenectoderms beginnt meist schon im Außenectoderm; und sobald diese Teile aus dem Außenectoderm ganz hervorgetreten sind, wachsen sie ansehnlich unter Abplattung und Verbreiterung (Fig. 175). Der Kern des Innenectoderms wird dabei flach kegelförmig und hohl, die Kappe zu einer breiten Zone, die am Entoderm oder dicht darüber mit scharfem Rande ausläuft, ohne sich mit ersterem zu verbinden. Eine Entodermlamelle existiert natürlich nicht; auch habe ich an den sämtlichen von mir untersuchten männlichen Gonanthen von *Clava multicornis* jede Spur einer spadixähnlichen Bildung des Entodermschlauchs vermißt.

---

[1] Selbstverständlich wurde ein solcher Befund nicht aus einzelnen Durchschnitten, sondern aus den ganzen Schnittserien festgestellt. Es mag noch erwähnt sein, daß ich solche Gonanthen einmal in größerer Zahl in einem Hydranthen antraf.

Dies steht natürlich in keinem Widerspruch mit den Befunden an den weiblichen Gonanthen. Denn da der vermeintliche Spadix dort nur von dem, durch die Eizellen zusammengedrückten Mittelteil der Entodermkuppe vorgetäuscht wird, so kann die letztere in den männlichen Gonanthen in Ermangelung der Eizellen nur durch das darüberliegende umfängliche Innenectoderm abgeplattet werden. Möglicherweise entsteht aber die niedrige centrale Erhebung des Entoderms, die WEISMANN in älteren männlichen Gonanthen von *Clava squamata* beobachtet hat, auch in denen von *Clava multicornis*, sobald sie älter geworden sind, als wie sie mir vorlagen.

Während das eigentliche Innenectoderm noch kegelförmig ist, dringt seine Spitze als hohler Knauf in das apicale Außenectoderm ein (Fig. 174, 176) und diese Bildung erhält sich noch auf den folgenden Entwicklungsstufen, weshalb ich vermute, daß sie die spätere Eröffnung des reifen Gonanthen vorbereitet. Dann beginnen die Seitenteile des Innenectoderms zu schwellen und die centrale Höhlung zu verengern, während die Kappe sich verdünnt und über jene Seiten ausbreitet. Das auf diese Weise hergestellte, aber noch unreife Spermarium hat die Form einer Halbkugel mit eingeschlossener axialer Höhlung, die von einem einfachen Epithel überdeckt ist (Fig. 176). Die Hodenmasse besteht noch aus indifferenten rundlichen Zellen, und nur in der seitlichen Auskleidung der Höhle erscheinen etwas gestreckte Zellen, ohne jedoch ein deutlich abgesetztes Epithel zu bilden. Nachdem die Höhlung völlig zusammengedrückt und verschwunden ist, erkennt man auch immer die Reste der zu einem unregelmäßigen axialen Strange zusammengerückten gestreckten Zellen, so daß die Annahme begründet ist, daß dieser Teil des Innenectoderms nicht zu Spermatoblasten, sondern zu einem das Spermarium durchsetzenden Füllgewebe bestimmt ist. WEISMANN hat diese Zellen bereits beschrieben und den axialen Strang für den Ectodermüberzug des »Spadix«, dagegen die äußere Decke des Spermarium für das Subumbrellarepithel erklärt. Nach der Auseinandersetzung über die WEISMANNschen Deutungen unsrer Gonanthen, die ich weiter oben darlegte, brauche ich auf die obigen Bezeichnungen wohl nicht weiter einzugehen.

Die Gonanthen von *Clava* haben in Bau und Entwicklung, und abgesehen von dem Ursprung der Keimzellen, noch die meiste Ähnlichkeit mit denen von *Hydractinia echinata*. Beide Gattungen stimmen darin überein, daß sie in ihren Gonanthen ein Innenectoderm entwickeln, das ähnlich wie ein Glockenkern entsteht, die Keimzellen überdeckt und durchsetzt, und daß der Entodermschlauch durch die Eizellen mehr oder weniger unregelmäßig zusammengepreßt wird, bis er sich unter ihnen wieder glatt zusammenzieht. Der Hauptunterschied besteht darin, daß das Innenectoderm von *Hydractinia* sich in ein plattes Säckchen verwandelt, ohne sich weiter zu sondern, und mit seinen zwei Blättern die Keimzellen nicht nur überdeckt, sondern auch umwächst, wogegen sich bei *Clava* von dem ähnlichen sackförmigen Innenectoderm eine äußere Kappe abspaltet und die eigentliche Hülle der Gonade darstellt, worauf das Säckchen wenigstens in den weiblichen Gonanthen untätig zugrunde geht.

So wenig wie bei *Hydractinia* läßt sich bei *Clava* ein Medusenbau in den Gonanthen nachweisen. Was ich schon früher über die Ähnlichkeit des Innenectoderms von *Hydractinia* mit einem Glockenkern sagte (S. 77), gilt ebenso für *Clava*: wenn man auch eine ganz allgemeine Homologie dieser beiden Teile zugestehen muß, so fehlen doch die übereinstimmenden Lagebeziehungen und gar für einen wirklichen Medusenbau die mindestens ebenso unentbehrlichen entodermalen Anlagen. Denn das, was die früheren Beobachter für einen Spadix und eine Entodermlamelle hielten, hat sich eben nach Ursprung und Lagebeziehungen als etwas ganz andres erwiesen. Die am meisten an einen Spadix erinnernde Bildung der weiblichen Gonanthen wächst überhaupt nicht in den »Glockenkern« oder das centrale Innenectoderm hinein, wie in einer Medusenknospe, sondern ist die an ihrem Platz zusammengedrückte Entodermkuppe selbst, die zudem anfangs zwischen den Eizellen unmittelbar an das Außenectoderm anstößt (Fig. 164, 165) — eine Lage, die für einen Spadix ganz ausgeschlossen ist.

Ferner ist die vermeintliche Entodermlamelle, die Außenkappe, nicht nur ectodermalen Ursprungs und wächst von oben herab, statt umgekehrt, sondern nimmt auch eine Lage ein, die für eine umbrellare Entodermschicht ganz undenkbar ist, da sie einerseits die Eizellen und anderseits die Entodermkuppe direkt überzieht (Fig. 166). Und selbst wenn der Nachweis erbracht würde, daß ich mich geirrt hätte, und die Entodermlamelle bei *Clava* zu Recht bestände, so wäre damit keine wirkliche Homologie unsrer Gonanthen mit den Hydromedusen, sondern im Gegenteil ein sehr wesentlicher Unterschied zwischen beiden festgestellt, da bei den Hydromedusen eine primäre Entodermlamelle und vollends mit den genannten Lagebeziehungen, wie ich genugsam erörtert habe, gar nicht vorkommt.

Wollte man endlich das Fehlen der wichtigsten Medusenteile in den Gonanthen von *Clava* durch eine weit vorgeschrittene Rückbildung erklären, so drehte man sich zunächst im Kreise herum. Denn durch die Untersuchung dieser Gonanthen sollte ja erst festgestellt werden, ob in ihnen die unzweifelhaften Rudimente aller wichtigen Medusenteile vorhanden seien, um dann zutreffendenfalls dieselben Gonanthen für rückgebildete Medusen erklären zu können. Mit dem negativen Ergebnis ist die Frage allerdings noch nicht endgültig abgetan, aber doch wenigstens sichergestellt, daß die unmittelbare Beobachtung keinen Anlaß zu jener Erklärung bietet.

Unter den Befunden meiner Untersuchung an *Clava multicornis* sind endlich noch die auf den Ursprung der Keimzellen bezüglichen besonders hervorzuheben. Wenn die Theorie van Benedens vom zweifachen Ursprung der Keimzellen (entodermale Eizellen, ectodermale Samenzellen) für *Hydractinia*, für die sie zuerst aufgestellt wurde, gerade nicht zutrifft, so liefert doch *Clava* ein ausgezeichnetes Beispiel eines solchen Verhaltens, indem die Entstehung der Spermatoblasten im Innenectoderm ebenso sichergestellt ist, wie die Herkunft der Eizellen aus dem Entoderm. Ebenso bestimmt läßt sich nachweisen, daß die weibliche Keimzone nicht nur im Hydranthen liegt, sondern sich bis in die Knospen hinein erstreckt, eine Ausdehnung der Keimzone, die uns schon bei den weiblichen *Pennaria* und den männlichen *Hydractinia* begegnete, und deren Bedeutung für die Stammesgeschichte der Gonanthen und Medusen in dem vergleichenden Teil dieser Arbeit gewürdigt werden soll.

Nicht minder interessant ist der Umstand, daß manche Eizellen von *Clava multicornis* schon durch den Ort ihrer Entstehung — in der oberen Hälfte des Hydranthenköpfchens — dem Untergange geweiht sind, was sonst nur bei den auf ihrer Wanderung fehlgegangenen Eizellen (*Podocoryne* S. 26, *Pennaria* S. 48, *Sertularia*, *Aglaophenia*, *Halecium* usw.) vorkommt. Auch dieser Umstand ist geeignet, auf gewisse allgemeine Fragen ein neues Licht zu werfen.

13. **Coryne pusilla** (Taf. VII).

Die anfangs kugligen und dann birnförmigen Gonanthen von *Coryne pusilla* sitzen ebenso wie diejenigen von *Clava* nicht an Blastostylen, sondern an normalen Hydranthen, und zwar an der proximalen Hälfte der Köpfchen, etwa so wie die Gonanthen von *Eudendrium rameum* und *Eudendrium racemosum*. Die Kenntnis ihrer Entwicklung verdanken wir Weismann (Nr. 70, S. 50—54). Schon an den jüngsten Knospen verdickt sich der Scheitel des Entodermschlauchs zu eine

Ballen, der sich alsbald in drei Schichten sondert: zu unterst die definitive Epitheldecke des Schlauchs, darüber die Keimzellenmasse und zu oberst, unmittelbar unter dem Ectoderm, die dünne »Entodermlamelle«. Unter dieser letzteren, sowie zwischen der Keimzellenlage und dem Entodermschlauch (Spadix, WEISMANN) entstehen hyaline Membranen. In der weiblichen Keimzellenmasse sondern sich die Eizellen von einem sie deckenden kleinzelligen Epithel, worin WEISMANN das Homologon der beiden Schichten des Glockenkerns (Subumbrellarepithel, Manubrium-Ectoderm) erblickt; die Epithelzellen füllen die oberflächlichen Spalten zwischen den Eizellen, und in der Tiefe des Ovarium finden sich ebenfalls kleine Zellen, die eine »Muskellage« darstellen. Unter den Eizellen bleiben einige im Wachstum zurück, um zuletzt als »Nährzellen« sich ganz aufzulösen.

Wie schon die Namen der Einzelteile besagen, steht der Medusenbau der Gonanthen von *Coryne* für WEISMANN fest; da jedoch der Glockenkern im Gegensatz zu seinem typischen Verhalten nicht aus dem Ectoderm, sondern aus dem Entoderm hervorgeht, so denkt WEISMANN an die Möglichkeit, daß einzelne Ectodermzellen in das Entoderm einwanderten und dort sich zu der normalerweise ectodermalen Glockenkernanlage vereinigten.

An einigen Stöckchen von *Coryne pusilla*, die ich auf andern, aus Helgoland stammenden Hydropolypen fand, konnte ich mich davon überzeugen, daß die Beschreibung WEISMANNS von der Entstehung der Keimzellen und der sie umgebenden Gewebe aus dem Entoderm richtig ist, und ferner, daß ein Unterschied der männlichen und der weiblichen Gonanthen anfangs nicht vorhanden ist. Ich halte mich daher vorherrschend an die weiblichen Gonanthen. An jungen, halbkuglig vorragenden Knospen ist die Kuppe des Entodermschlauchs bereits verdickt (Fig. 141); die dem Hohlraum zugewandten Epithelzellen sind wenig verändert, über ihnen befindet sich aber eine kompakte Masse dunkler und kleiner, also jugendlicher, durch wiederholte Teilungen entstandener Zellen. Diese Entodermverdickung wird alsbald durch eine quere Spalte und eine in ihr entstandene Grenzlamelle in zwei Hälften geteilt (Fig. 142). Die untere Hälfte umfaßt jene weniger veränderten, die Entodermhöhle begrenzenden Epithelzellen und wird nun zur Decke des definitiven Entodermschlauchs; die obere kleinzellige Hälfte, die als flache, in der Mitte dickere und am Rande zugeschärfte Kappe auf dem Entodermschlauch ruht, sondert sich wieder in zwei Schichten. Dies geschieht dadurch, daß die dem Ectoderm anliegenden Entodermzellen sich in einer zusammenhängenden Schicht abplatten und von dem darunterliegenden Zellpolster abheben; dieses schon in seiner Anlage gewölbte Deckepithel bleibt aber an seinem Rande mit dem tieferen Zellpolster verbunden, so daß die ursprüngliche und dauernde Zusammengehörigkeit beider Teile nicht zweifelhaft sein kann. Ein Zusammenhang des Deckepithels mit dem sekundären Entodermschlauch, wie ihn WEISMANN noch an vorgeschrittenen männlichen Gonanthen abbildet (Nr. 70, Taf. XIII, Fig. 4, 5, 16) kommt nach meinen Beobachtungen zu keiner Zeit vor. Anfangs ist an der Unterseite des Deckepithels eine Grenzlamelle nicht vorhanden; später ist aber jene Unterseite allerdings so scharf begrenzt wie von einer solchen Lamelle.

Das unter dem Deckepithel befindliche dicke Zellenpolster oder die künftige Gonade enthält anfangs größere und kleinere Zellen ungeordnet nebeneinander; allmählich wird dieser Unterschied bedeutender und die größeren Zellen verwandeln sich in Eizellen mit großem hellen Kern und einer ihn umgebenden dunklen Plasmazone, während die kleineren Zellen die Zwischenräume zwischen den Eizellen ausfüllen (Fig. 143). Nicht selten traf ich jedoch an solchen weiblichen Gonanthen unverkennbare Eizellen in dem sekundären Entodermschlauch, und zwar unmittelbar unter der Gonade an, die sich gerade so wie die jüngsten Eizellen von *Corydendrium*, *Clava* u. a. als Abspaltungsprodukte benachbarter Entodermzellen darstellen (Fig. 143—145). Diese Eizellen liegen teils noch der Grenzlamelle dicht an, teils ist aber die letztere über ihnen deutlich unterbrochen, aufgelöst, und die Zellen ragen mehr oder weniger in die Gonade vor; sie sind also zweifellos in der Einwanderung in die Gonade begriffen. Da nun der entodermale Ursprung dieser Nachzügler besonders evident ist, kann auch für die übrigen, erst in der Gonade sich differenzierenden Eizellen ein andrer Ursprung gar nicht vermutet werden.

Die kleinen Interstitialzellen des Ovarium passen sich natürlich den Zwischenräumen zwischen den kugligen Eizellen an. Wo die letzteren an der Oberfläche und in der Tiefe Zwickelräume freilassen, sammeln sich jene kleinen Zellen in Nestern an, die durch dünne, in den engeren Zwischenräumen verlaufende Stränge miteinander zusammenhängen (Fig. 145, 146). Selbst nachdem die Eizellen schon ansehnlich herangewachsen sind, erscheinen die Interstitialzellen noch in der ganzen Dicke des Ovarium in vollständigem Zusammenhange, bilden also in ihrer Gesamtheit ein die Eizellen umspinnendes, kontinuierliches Füllgewebe, dem sich am Rande das Deckepithel der Gonade anschließt. Erst gegen das Ende der Reifezeit, wann die großen Eizellen sich mit ebenen

Flächen aneinander und an das Entoderm pressen, verschwinden unter ihrem Druck die zwischenliegenden Teile des Füllgewebes, so daß nur seine oberflächliche Schicht übrig bleibt (Fig. 147). Aber die Unregelmäßigkeit dieser Schicht, ihre langen, zwischen die Eizellen sich einsenkenden Fortsätze und ihre Verlötung mit dem ebenfalls in Auflösung begriffenen Deckepithel beweisen hinlänglich, daß es sich dabei nicht um ein selbständiges Epithel, sondern nur um die Reste des früheren Füllgewebes handelt.

Daß ein Teil der Eizellen frühzeitig im Wachstum zurückbleibt und sich dann auflöst, also wohl die Rolle von Nährzellen spielt (Weismann), halte ich ebenfalls für sehr wahrscheinlich; denn ich habe sehr häufig die Reste von solchen Eizellen, namentlich ihrer unverkennbaren Kerne zwischen und auf den reifenden großen Eiern gesehen (Fig. 147). — Zuletzt überziehen das ganze Ovarium und sein Deckepithel, ähnlich wie bei *Hydractinia*, den ganzen Entodermschlauch und drücken ihn dabei mehr und mehr zu einem bloß axialen Gebilde des Gonanthen zusammen. Seine letzten Schicksale habe ich aber nicht verfolgen können.

Die Spermarien unterscheiden sich nur darin von den Ovarien, daß die Teilungsprodukte der Spermatoblasten das Füllgewebe verdecken, und daß der Entodermschlauch während seiner Umwachsung durch die Hoden häufig eine etwas unregelmäßige Form annimmt.

Obgleich die Beobachtungen Weismanns und die meinigen über Bau und Entwicklung der Gonanthen von *Coryne pusilla* in dem wichtigsten Punkt, nämlich darin übereinstimmen, daß die zwischen dem Ectoderm und dem Entodermschlauch gelegenen Teile entodermalen Ursprungs sind, gehen unsre Deutungen derselben vollkommen auseinander. Er ist nämlich der Ansicht, daß der »entodermale Glockenkern« dieser Gonanthen und die ihn von Anfang an kappenförmig überziehende »Entodermlamelle« eine so »vollständige Homologie« mit den gleichnamigen Teilen einer Meduse darstellten, daß jener entodermale Glockenkern von einem ectodermalen, und zwar der nächstverwandten *Syncoryne* abstammen müsse.

Ich kann mich dieser Auffassung nicht anschließen. Weismann verbindet mit dem Wort »Homologie« einen, wie mir scheint, wenigstens heutigen Tages ungewöhnlichen Sinn. Er versteht darunter die Übereinstimmung in den Form- und Lagebeziehungen auch solcher fertigen Teile, deren individuelle Entwicklung, wie im vorliegenden Fall, auch nach seiner eignen Beobachtung vollständig auseinandergeht; und in einer solchen »Homologie« heterolog entstehender Teile erblickt er den ausreichenden, ja zwingenden Beweis für einen direkten stammesgeschichtlichen Zusammenhang der verglichenen Formen, hier der Gonanthen von *Coryne* und der Medusen von *Syncoryne*. Die allgemeine Berechtigung eines solchen Schlußverfahrens werde ich an andrer Stelle kritisieren und beschränke mich hier auf den Nachweis, daß es im vorliegenden Fall schon deshalb hinfällig wird, weil es sich auf unrichtige Beobachtungen stützt.

Beginnen wir mit dem Deckepithel von *Coryne*, das Weismann von vornherein »Entodermlamelle« genannt und mit dem gleichnamigen Teil der Medusen verglichen hat. Eine solche Lamelle sollte nach allgemeiner, von Weismann bestätigter Annahme in den Medusenknospen aus dem Rande der Entodermkuppe aufsteigen und oben becherförmig offen bleiben; das Deckepithel von *Coryne* ist aber nach meiner Erfahrung ein oben geschlossenes gewölbtes Blatt, dessen Rand mit der Entodermkuppe niemals zusammenhängt, sondern nur mit der Gonade (Glockenkern, Weismann), zu der das Deckepithel auch abgesehen von der Entstehung beider Teile gehört. Von einer »vollständigen« Übereinstimmung zwischen dem Deckepithel der Gonade von *Coryne* und der angeblichen Entodermlamelle der Hydromedusen kann also gar keine Rede sein. Vollends unmöglich wird aber der Vergleich dadurch, daß, wie wir jetzt wissen, jene Entodermlamelle bei den Hydromedusen gar nicht vorkommt, also auch nicht das Vorbild des Deckepithels von *Coryne* sein kann. Eine der Hauptgrundlagen der Hydromedusen, die umbrellaren Entodermteile oder die Radialschläuche, sind also in den Gonanthen von *Coryne* durch keine, auch nur entfernt ähnliche Bildung vertreten; und folglich fehlen ihnen auch Spadix und Manubrium (S. 76).

Ferner hält Weismann die unter dem Deckepithel befindliche eigentliche Gonade für einen Glockenkern mit einem selbständigen »Subumbrellarepithel« an der Oberfläche und einem tieferen Manubrium-Ectoderm. Ein solches Epithel existiert jedoch nach meinen Beobachtungen nicht, da die an der Oberfläche der Gonade befindliche Zellenlage des Füllgewebes ganz deutlich mit den tieferen Schichten zusammenhängt und mit ihnen ein einheitliches Gewebe bildet. Dann wird aber auch niemand behaupten können, daß unsre Gonade, an der weder die zwei Schichten des Glockenkerns noch eine Glockenhöhle vorhanden sind, und die ebensowenig außen von Radialschläuchen oder auch nur einer Entodermlamelle umfaßt wird, dennoch eine »vollständige« anatomische Übereinstimmung mit einem echten Glockenkern darböte.

Wenn überhaupt von einer anatomischen Übereinstimmung die Rede sein kann, so finde ich eine solche zwischen dem zweischichtigen Innenectoderm von *Hydractinia* und der entodermalen Gonade samt Deckepithel von *Coryne*; aber abgesehen davon, daß diese Ähnlichkeit heterologer Teile nur eine äußerliche, eine Homoidie sein kann, so wäre sie für den Vergleich der Gonanthen von *Coryne* mit Hydromedusen schon deshalb wertlos, weil dadurch der Mangel eines den umbrellaren Entodermteilen entsprechenden Teils bei *Coryne* nur bestätigt wird. Denn die Deckschicht von *Hydractinia* entspringt auch nach Weismann aus dem Ectoderm. Kurz — die Gonanthen von *Coryne* besitzen keine Teile, die dem Glockenkern und den Radialkanälen der Medusenknospen anatomisch irgendwie entsprächen.

So erweist sich also die für Weismann allein maßgebende »vollständige Homologie« zwischen den Hauptteilen einer Hydromeduse und den Bestandteilen der Gonanthen von *Coryne pusilla* als eine Täuschung, und damit entfallen alle daran geknüpften Schlußfolgerungen sowie die Nötigung, den heterologen Ursprung der verglichenen Teile durch die oben erwähnte Hypothese (S. 91) zu erklären. Halten wir uns bloß an die Tatsachen, so führt ihre Vergleichung zu ganz andern Schlüssen als den eben bezeichneten. Da die Gonade von *Coryne* samt ihrem Deckepithel sowohl nach ihrem entodermalen Ursprung wie nach ihren Form- und Lagebeziehungen von jeder Homologisierung mit medusoiden Teilen ausgeschlossen ist, so fehlt den Gonanthen dieser Art jedes Medusenmerkmal ebenso wie den bisher besprochenen Gonanthen. Dagegen läßt sich allerdings aus der bereits angedeuteten Homoidie, d. h. der äußerlichen, nicht verwandtschaftlichen Übereinstimmung der entodermalen Sonderteile von *Coryne* mit dem Innenectoderm von *Hydractinia* — woran sich mit einer gewissen Einschränkung auch *Clava* anschließt — eine bestimmte Vorstellung über den Formwert dieser Gonaden gewinnen.

Das Deckepithel und das von den Keimzellen durchsetzte Füllgewebe von *Coryne*, die eine zusammenhängende und zusammengehörige Bildung darstellen, sind nach ihrer völligen Trennung von den beiden Hauptschichten des Gonanthen, dem Ectoderm und dem Entodermschlauch, nach ihrer Lage zwischen beiden und nach ihren Beziehungen zu den Keimzellen dem genannten Innenectoderm andrer Gonanthen soweit analog, daß sie diesem Parectoderm als Parentoderm an die Seite gestellt werden können. Nun ist es aber keineswegs ein merkwürdiger Zufall, daß diese beiden Gewebe überall dieselbe Form einer den Entodermschlauch überziehenden Kappe oder Kalotte aufweisen.

Denn indem die beiden Binnengewebe in den Zwischenraum zwischen den beiden Hauptschichten einwachsen und sich dort ausbreiten, wird ihnen die gleiche Form ganz offenbar von diesen sie begrenzenden Schichten vorgeschrieben, so daß nur die beiderseits übereinstimmende Form der letzteren die äußerliche Ähnlichkeit unsres Parectoderms und Parentoderms hervorruft. Beide entbehren also eine an sich eigentümliche, ererbte Form, sind nicht ursprünglich morphologische, sondern rein gewebliche, den jeweiligen äußeren Formbedingungen sich anpassende Bildungen, was freilich erst dann vollends evident wird, sobald man das ganz abweichend geformte Parectoderm und Parentoderm andrer Gonanthen (*Cordylophora*, viele *Tecaphora*) kennen gelernt hat.

Die Keimzellen von *Coryne*, die in der Regel erst im abgesonderten Parentoderm entstehen, sind schon dadurch unbedingt entodermalen Ursprungs. Wenn Weismann dies für unentschieden erklärte (Nr. 70, S. 216), so geschah es natürlich nur im Hinblick auf die Hypothese vom ectodermalen Ursprung der ganzen Gonade; ein tatsächlicher Grund liegt dafür nicht vor, während die einzelnen von mir beobachteten Eizellen, die nachträglich aus dem Entodermschlauch in das Ovarium einwandern, m. E. unzweifelhafte Teilungsprodukte von Entodermzellen sind. Man kann also behaupten, daß die Keimzone von *Coryne* im allgemeinen mit der Reifungsstätte zusammenfällt, teilweise jedoch sich bis in den Entodermschlauch erstreckt.

14. Cordylophora lacustris (Taf. VIII).

Die Fortpflanzung der allbekannten *Cordylophora lacustris* beschrieb zuerst ausführlich Allman (Nr. 2), worauf die vollständigste Untersuchung desselben Hydropolypen durch F. E. Schulze folgte, die ich der folgenden Übersicht zugrunde lege.

Die zerstreut an Hydranthenstielen sitzenden Gonanthen von *Cordylophora* sind birnförmige Ausstülpungen beider Körperschichten des Polypen, die alsbald durch eine Zusammenziehung der Basis gestielt werden, worauf der eigentliche Körper des Gonanthen länglich eiförmig wird und diese Gestalt bis zum Ende seines Wachstums behält. Dies bezieht sich jedoch nur auf die äußeren Schichten, das Periderm und das Ectodermepithel; der entodermale Sack verwandelt sich dagegen in ein Bündel von verzweigten Schläuchen, die von einem gemeinsamen, über dem Stiel befindlichen Basalabschnitt sich gegen den Scheitel erstrecken (Nr. 61, S. 33 ff.). Dies werde durch Wucherungen an der

Basis des Ectoderms herbeigeführt, die als netzförmig verbundene, nach innen gerichtete Vorsprünge centralwärts vorwachsen, dadurch den entodermalen Sack einbuchten und durchsetzen, bis er in die mit Seitenzweigen besetzten Schläuche verwandelt ist (a. a. O. S. 24, 25)[1]. Bei diesem Vorgange sondere sich das Ectoderm in zwei, jedoch durch keine besondere Cuticularlamelle getrennte Schichten: während die inneren Wucherungen sich als unregelmäßige Zellenmassen darstellen, bleibt an der Oberfläche ein regelmäßiges Plattenepithel zurück, das nur am Scheitel des Gonanthen verdickt ist.

In der Regel seien in jedem Gonanthen vier Hauptschläuche vorhanden, die niemals miteinander anastomosieren (gegen Allman), in den weiblichen Gonanthen peripherisch und in den männlichen tiefer im Innern liegen. Das alle Zwischenräume zwischen diesen Schläuchen und dem Außenepithel ausfüllende unregelmäßige ectodermale Gewebe verwandle sich entweder in Sperma, oder nehme in den weiblichen Stöcken die Eizellen auf, die aus dem Ectoderm einwanderten und sich in dem centralen Raum zwischen den peripherischen Schläuchen ansammelten. Bis zur vollen Reife der beiderlei Geschlechtsprodukte bliebe der geschilderte Bau der Gonanthen unverändert; dann bilde sich am verdickten Scheitel des Ectoderms eine Öffnung, durch welche die reifen Geschlechtsprodukte austreten[2], worauf der Zellkörper des Gonanthen sich gegen den Stiel zurück- und zusammenzieht und nach Ausgleichung der Schläuche zu einem kleinen einfachen Kolben wird (a. a. O. S. 35—37).

Dieser ausführlichen Darstellung der Gonanthenbildung wäre noch hinzuzufügen, daß bereits Schulze die Eizellen im Ectoderm der Hydranthenstiele, an denen die Gonanthen sprossen, und selbst der Hauptstämme antraf und überhaupt den ectodermalen Ursprung der beiderlei Geschlechtsprodukte annahm (a. a. O. S. 36—38). — Dies bestätigte Weismann mit der Maßgabe, daß die Eizellen regelmäßig im Stamm entstehen und von dort bis in die Gonanthen vorrücken, die männlichen Keimzellen jedoch erst an der Ursprungsstelle des Gonanthen sich entwickeln und das ganze Ectoderm desselben umfassen (Nr. 70, S. 30 bis 33). Auch im übrigen will sich Weismann von der Richtigkeit der Schulzeschen Darstellung überzeugt haben.

---

[1] Allman ließ anfangs (Nr. 2, S. 373, 377) die Schläuche als »Radialkanäle« seitlich aus dem einfachen Entodermsack hervorwachsen, so daß der letztere als »Spadix« zurückbleibe; er nahm dies jedoch später als irrig zurück und bezeichnete die Gesamtheit der Schläuche der Gonanthen als einen verzweigten Spadix (Nr. 3, S. 254).

[2] Die ausgetretenen befruchteten Eier bleiben bis zur Planulabildung innerhalb des Peridermsacks zurück, das ausgetretene Sperma verläßt dagegen den Peridermsack sofort durch eine Öffnung desselben.

Die Herstellung der Entodermschläuche faßt Pauly ebenso auf wie Schulze (Nr. 59, S. 771); nur sollen in den weiblichen Individuen die Eizellen zugleich mit den Ectodermwucherungen ins Innere dringen und sich daher an der Umbildung des Entodermsacks beteiligen. Diese Wucherungen beschreibt Pauly als netzförmig verbundene Zellen und bezeichnet sie teils als Follikelbildungen, teils als Nährmaterial der Eier; in den männlichen Individuen gingen sie ganz in das Sperma über. Die weiteren Schicksale der Gonanthen werden aber von Pauly wesentlich anders als von Schulze geschildert (a. a. O. S. 772—774). Das ins Innere eingedrungene Keimgewebe (Spermazellen — Eizellen mit Nährzellen), soll am Entodermsack allerdings Einbuchtungen und röhrige Anhänge hervorrufen, doch könne von einer regelmäßigen Anordnung und Verzweigung der entodermalen Röhren keine Rede sein. Ferner würden sie durch das wachsende Keimgewebe in getrennte Stücke zerschnürt, zusammengepreßt und zum Schwinden gebracht, indem sie ebenfalls als Nährmaterial für die Keime verbraucht würden, so daß zuletzt nur im Grunde des Gonanthen ein kleiner Entodermzapfen übrig bleibe. Endlich soll das Keimgewebe an den Stellen seines Ursprungs das ganze Ectoderm in seine Bildung einbeziehen, so daß nur an den dazwischenliegenden indifferenten Partien desselben ein Epithel zurückbleibt, das jedoch zuletzt ebenfalls schwindet, worauf nur das Sperma oder die Eier bzw. Embryonen den Peridermsack ausfüllen.

Unter diesen Umständen kann natürlich von der Bildung einer Austrittsöffnung am Scheitel des Ectodermepithels und vom Austritt der Geschlechtsprodukte aus dem eigentlichen Gonanthen keine Rede sein, ebensowenig von einer Zusammenziehung jenes Epithels und der von ihm umschlossenen Schläuche. Nach Pauly ist vielmehr die ganze Entwicklung der Gonanthen von *Cordylophora*, vom Eindringen des Keimgewebes an nur ein ganz unregelmäßiger Rückbildungsprozeß[1].

Auf Grund meiner eignen Untersuchungen kann ich die Angaben Schulzes über den Bau der Gonanthen von *Cordylophora lacustris* im wesentlichen bestätigen. Die Umbildungen beider Körperschichten beginnen schon an den jüngsten kolben- oder birnförmigen Gonanthen beiderlei Geschlechts. Das Ectoderm sondert sich in der Tat in zwei Schichten, von denen die äußere ein zusammenhängendes Epithel bleibt (Außenectoderm), die innere aber zu einem centralwärts einwachsenden Füllgewebe wird, das ich ebenso wie die bereits besprochenen entsprechenden Bildungen von *Hydractinia* und *Clava* als Innenectoderm bezeichne. Das Außenectoderm erhält sich bis zur Reife und dem Austritt der Geschlechtsprodukte intakt und kann selbst nach jenem Zeitpunkt in ununterbrochenem Zusammenhange zurückbleiben (Fig. 192). Von seiner frühzeitigen Unterbrechung und Auflösung (Pauly) habe ich nirgends etwas gesehen. Während des Wachstums der Gonanthen wird es zu einem Plattenepithel, und nach der Entleerung des Gonanthen zieht es sich wieder zu einem Pflasterepithel zusammen; nur am Scheitel bildet sich in ihm eine Kuppe von Cylinderzellen.

---

[1] Die von Motz-Kossowska neuerdings beschriebene *Cordylophora pusilla* n. sp. (Nr. 58, S. 63) soll in diesem Gonanthen einen Glockenkern und eine Entodermlamelle entwickeln. Wenn sich dies bestätigen sollte, so hätten die Gonanthen dieser neuen Art und der altbekannten *Cordylophora lacustris* miteinander nichts gemein.

Das Innenectoderm und die Entwicklung des Entodermschlauchs zeigen sich in beiden Geschlechtern etwas verschieden, weshalb hier die weiblichen und die männlichen Gonanthen getrennt behandelt werden sollen.

Die weiblichen Gonanthen. Die Eizellen, die nur im Ectoderm anzutreffen sind und zweifellos auch dort entstehen, wandern sehr frühe aus dem Hydranthenstiel in die Gonanthenknospen ein, wo sie außerhalb der ursprünglichen Grenzlamelle bleiben, sowohl anfangs, wann sie der glatten Oberfläche des Entodermsacks aufliegen, wie auch später, wann sie sich zwischen dessen Verzweigungen ins Innere einsenken und dort im centralen Binnenraum ansammeln. Sie verlassen also ebenso wie die Spermatoblasten niemals ihre ectodermale Ursprungsstätte. Sobald ihr Durchmesser die Höhe des eigentlichen Ectodermepithels übertrifft, wölben sie dieses nach außen vor, während einzelne und offenbar jüngere Ectodermzellen sich in der Tiefe um die Eizellen anhäufen (Fig. 177), um diese bei ihrer Einwanderung nach innen zu begleiten (Follikelepithel, Pauly). Von diesen Zellen sah ich regelmäßig einige in die Eizellen eindringen, wo sie allmählich assimiliert werden (Fig. 182); es sind dies also echte Nährzellen, wie sie uns schon bei *Tubularia* und *Coryne* begegneten und bei *Hydra* allbekannt sind.

Aber auch dort, wo keine Eizellen dem Entoderm aufliegen, entstehen in der Tiefe des Ectoderms der jungen Knospe gruppenweise junge, dunkle und stärker färbbare Zellen, die, sobald das Entoderm sich einzubuchten beginnt, sich in diese Vertiefungen einsenken (Fig. 180 bis 182). Sehr bald schließen sich diese selbständigen so wie die andern, die Eizellen begleitenden Sonderungen einer tieferen Ectodermschicht nach außen gegen das einfache Ectodermepithel ganz glatt und scharf ab, indem zwischen ihnen eine neue Grenzlamelle entsteht, die an den Stellen, wo das Entoderm das Ectodermepithel oder Außenectoderm berührt, sich an die ursprüngliche, stets erhalten bleibende Grenzlamelle[1] anschließt (Fig. 179). Die ganze zwischen beiden Lamellen befindliche ectodermale Zellenmasse ist eben das Innenectoderm, das auf den angegebenen Wegen nach innen vorwachsend, sehr bald zwischen den Entodermschläuchen zu einem einheitlichen Gewebe verwächst, das Pauly ganz richtig als ein netzförmiges Zellenwerk beschreibt. Dazu wird es aber durch eine ganz eigentümliche Entwicklung.

Anfangs erscheinen die Zellen unsres Innenectoderms dicht zusammengefügt; dann werden sie so vacuolisiert, daß das dunkle Protoplasma sich sternförmig um den Kern zusammenzieht und der Zwischenraum zwischen ihm und der Peripherie der Zelle von einer klaren Flüssigkeit eingenommen wird (Fig. 179). Dies stimmt also mit der von Schulze beschriebenen Bildung der Zellen des Ectodermepithels und der bekannten Achsenzellen der Tentakel der meisten Hydropolypen und Hydromedusen überein. Wo jene klaren Zellen des Innenectoderms von *Cordylophora lacustris* zusammenstoßen, fließen sie meist so zusammen, daß die Flüssigkeit sich zu einer kontinuierlichen Intercellularsubstanz vereinigt, in der die sternförmigen und kernhaltigen Protoplasmakörper sich netzförmig verbinden (Fig. 180, 181). Diese Metamorphose scheint sich auf die meisten Zellen des Innenectoderms auszudehnen; doch mögen sich einzelne kompakte Zellenstränge im Netzwerk erhalten.

Allmählich nimmt die Intercellularsubstanz dieses Füllgewebes zu, es wird lockerer und weiter und gestattet den darin angesammelten Eizellen zu wachsen und sich abzurunden. Dagegen wird es, abgesehen von den schon erwähnten Nährzellen, keineswegs für die Eizellen verbraucht (Pauly), sondern zeigt sich noch in reifen Gonanthen unverändert, und seine Reste lassen sich nach dem Austritt der Eier noch in dem darunter zusammengezogenen Gonanthen nachweisen (Fig. 192). Das Innenectoderm der weiblichen Gonanthen von *Cordylophora lacustris* ist also ein selbständiges, integrierendes Gewebe derselben, das wegen seiner vollkommenen Trennung von den beiden ursprünglichen Epithelschichten und wegen seines Charakters als ein in erster Linie stützendes Füllgewebe ihnen gleichwertig gegenübersteht.

---

[1] Pauly vermißt diese ursprüngliche Lamelle ebenso wie, im Anschluß an Schulze, die sekundär entstehende (Nr. 59, S. 772); sie ist aber sicher vorhanden und nur gelegentlich schwer nachweisbar.

Gleichzeitig mit der Einwucherung des Innenectoderms ins Innere des Gonanthen beginnt die Bildung seiner Entodermschläuche, die sich mir im allgemeinen ebenso wie Schulze mit einer nicht zu verkennenden Regelmäßigkeit in Zahl, Form und Lage zeigten[1]. Die Anlagen der Schläuche stimmen in beiden Geschlechtern überein, und nur auf späteren Entwicklungsstufen geht ihre Bildung in den männlichen und den weiblichen Gonanthen mehr oder weniger auseinander. Die erste Veränderung des birnförmigen Entodermsacks besteht in Einkerbungen seiner distalen Hälfte von oben her, wodurch sie in mehrere Vorwölbungen geteilt und von der unveränderten proximalen Hälfte gesondert wird (Fig. 194). Diese bleibt kelchförmig; die aus diesem Basalkelch sich erhebenden Vorwölbungen werden bald schlauchförmig (Hauptschläuche) und ordnen sich peripher, gewissermaßen am Rande des Basalkelches an (Fig. 188), so daß sie einen centralen Raum umgeben und außen das Ectodermepithel (Außenectoderm) berühren (Fig. 179—182).

Die Zahl der Hauptschläuche ist normalerweise vier oder fünf; doch mag die Fünfzahl bisweilen durch eine nachträgliche Spaltung eines von vier ursprünglichen Hauptschläuchen entstehen. Sie sind entweder alle ziemlich gleich stark, oder einige von ihnen überwiegen in der Breite; an diesen zeigen sich dann auch neue Kerben, wodurch bei weiterem Wachstum des Schlauches schräg aufsteigende Seitenzweige hervorgerufen werden (Fig. 189). Doch kann die Verzweigung in andern Fällen ziemlich lange auf sich warten lassen, so daß die Hauptschläuche inzwischen lang fingerförmig geworden sind. Infolge ihrer Anlagerung an das oval sackförmige Außenectoderm krümmen sie sich vom Basalkelch aus gegen den Scheitel des Gonanthen hin. Im ganzen habe ich sie weniger schlank und weniger verzweigt angetroffen, als ich es nach den Abbildungen der früheren Beobachter erwartete; dagegen habe ich die von Allman beobachteten, aber von Schulze durchaus vermißten queren Anastomosen einzelner Schläuche nicht selten gesehen (Fig. 190).

Diese Bildung der Entodermschläuche erhält sich in den weiblichen Gonanthen unverändert bis zur vollendeten Reife der Eizellen, die sich zuletzt sämtlich im Centralraum zwischen den Schläuchen zusammenfinden, umhüllt und gestützt vom Füllgewebe des Innenectoderms. Den Austritt der reifen Eier aus diesem Raum durch eine Öffnung am Scheitel des Außenectoderms (SCHULZE) habe ich nicht unmittelbar beobachtet; die Richtigkeit dieser Angabe ergibt sich aber daraus, daß die entleerten Gonanthen sich unter den Eiern und Embryonen nur zusammenziehen, ohne sich aufzulösen oder ihren Zusammenhang zu unterbrechen (Fig. 191).

---

[1] Zur Erläuterung dieser Verhältnisse habe ich die aus den ganzen Durchschnittsserien rekonstruierten Gesamtbilder der Entodermschläuche wiedergegeben (Fig. 188—191, 194—197).

Das Außenectoderm erscheint, nachdem die Austrittsöffnung wieder verschwunden ist, vollkommen geschlossen, aber infolge der allgemeinen Zusammenziehung verdickt; die entodermalen Hauptschläuche verkürzen sich ebenfalls, und die Seitenzweige verschwinden ganz oder bleiben nur als Buckel sichtbar. Zwischen dem Außenectoderm und den Schläuchen befinden sich die schon erwähnten Reste des Füllgewebes (Fig. 192). Kurz, diese Rückbildung des verbrauchten Gonanthen ist offenbar keine Auflösung, sondern nur eine durch allmähliche Resorption desselben von seiten des Stammes herbeigeführte Schrumpfung, die zuletzt so weit führt, daß der zellige Teil des Gonanthen nur noch als knopfförmige Anschwellung seines Stiels erscheint, worin seine früheren Teile zu einer kompakten Masse verschmelzen, oder, wenn noch gesondert, bis zur Unkenntlichkeit verkleinert sind (Fig. 193).

Die Rückbildung der weiblichen Gonanthen von *Cordylophora lacustris* beginnt also erst nach dem Aufhören seiner Funktion als Reifungsstätte; von einer wirklichen Zerstörung und Auflösung derselben vor jenem Zeitpunkt, und zwar zum Zweck der Ernährung der reifenden Keime (PAULY), habe ich nichts bemerkt.

Die männlichen Gonanthen. — Die Einwucherung des Innenectoderms vollzieht sich in den männlichen Gonanthen klarer und übersichtlicher als in den weiblichen Gonanthen, weil es nicht durch die großen Eizellen unterbrochen und verdeckt wird. In den jüngsten männlichen Gonanthenknospen ist das Ectoderm, wie bereits WEISMANN angab, ziemlich gleichmäßig verdickt und mehrschichtig; doch sind die tieferen Schichten dunkler und schon mehr oder weniger deutlich vom äußeren Epithel abgesetzt (Fig. 183). Sie entstehen aus einzelnen, in der Tiefe neugebildeten Zellen, die sich schnell zu einer ziemlich kontinuierlichen Zellenlage ansammeln und früher oder später durch eine Grenzlamelle von dem Außenectoderm getrennt werden. Dieses gewissermaßen kappenförmige Innenectoderm verdickt sich fortdauernd und wird dann in dem Maße, als die Entodermschläuche hervorwachsen, dort, wo diese sich gegen das Außenectoderm vorwölben, verdrängt und in die Buchten zwischen den Schläuchen zusammengeschoben, von wo es in den sich bildenden Centralraum hineinwächst und ihn ausfüllt (Fig. 184). Es verhält sich demnach anfangs ebenso wie das Innenectoderm der weiblichen Gonanthen.

Währenddessen vollzieht sich an ihm auch eine gewebliche Sonderung, die ebenso beginnt wie im Innenectoderm der weiblichen Gonanthen, aber weiterhin doch teilweise eine andre Richtung einschlägt. Nachdem die ersten verflüssigten Zellen aufgetreten sind, bleibt die übrige, sie umgebende Zellenmasse scheinbar kompakt und bildet den überwiegenden, immer dunkler werdenden Hauptteil des Innenectoderms, worin die vacuolisierten Zellen wie helle Tröpfchen verteilt sind (Fig. 185). Im Innern dieser Tröpfchen zeigen sich deutlich die blassen, sternförmigen Zellen; die Hauptmasse wächst aber und wird dunkler durch die enorme Vermehrung der dicht zusammengedrängten kleinen Kerne, die natürlich ebenso vielen Zellen, eben den Samenzellen entsprechen. Man könnte daher meinen, daß das Innenectoderm der männlichen Gonanthen bis auf die beschriebenen Sternzellen für die Herstellung des Sperma völlig aufgebraucht werde. Sobald man aber reife und teilweise schon entleerte Gonanthen untersucht, erkennt man innerhalb der weniger dichten Samenmasse ebenfalls größere hellere Zellkerne, und an den Stellen, wo das reife Sperma beinahe ganz verschwunden ist, ein ziemlich engmaschiges Zellennetz mit verhältnismäßig wenigen Kernen, in dessen Plasma hier und dort noch einzelne Spermatozoen lagern (Fig. 186). Daraus folgt, daß das netzförmige Gefüge des ursprünglichen Innenectoderms der männlichen Gonanthen von *Cordylophora* sich dauernd erhält, aber durch die in seinen dichteren Partien entstehenden und sich anhäufenden Samenelemente größtenteils verdeckt wird.

So erweist sich dieses Innenectoderm der männlichen Gonanthen von *Cordylophora lacustris* als ein von Spermatoblasten durchsetztes Füllgewebe, das aber deshalb noch nicht grundsätzlich von demjenigen der weiblichen Gonanthen desselben Polypen verschieden ist. Allerdings erscheint das letztere Innenectoderm von Anfang an von den aus dem Polypenstiel eingewanderten Eizellen gesondert, während das Innenectoderm der männlichen Gonanthen die Spermatoblasten selbst erzeugt. Dieser Gegensatz schwindet jedoch, wenn man überlegt, daß alle diese Gewebe gleicherweise Erzeugnisse der tieferen Ectodermschichten sind, und daß daher der Unterschied sich darauf beschränkt, daß Eizellen und Füllgewebe getrennt, Spermatoblasten und Füllgewebe gewissermaßen unkenntlich verbunden ins Innere der Gonanthen gelangen. Dieser Unterschied ist aber ganz untergeordnet gegenüber der früheren Annahme, daß das Innenectoderm in den weiblichen Individuen allerdings ein Lager für die Eizellen bilde, in den männlichen Individuen dagegen völlig in die Spermabildung aufgehe.

Befriedigender klang schon die Auffassung PAULYS, daß das Innenectoderm von *Cordylophora* in beiden Geschlechtern zur Herstellung der Geschlechtsprodukte verbraucht werde; da sich aber auch diese Auffassung nicht bestätigt hat, bleibt es dabei, daß das Innenectoderm von *Cordylophora lacustris* in beiden Geschlechtern eine homologe Bildung ist, von der man allerdings annehmen darf, daß sie stammesgeschichtlich durch die Bildung und Ansammlung der Keimzellen in den Gonanthen allmählich hervorgerufen sei.

Das Entoderm der männlichen Gonanthen unterscheidet sich ebenfalls nur in geringem Grade von demjenigen der weiblichen Gonanthen und zwar nach meinen Beobachtungen in der Regel erst auf den späteren Entwicklungsstufen. Anfangs treten auch aus dem Basalkelch der männlichen Gonanthen peripher, also rund um einen dadurch entstehenden Centralraum vier bis fünf Hauptschläuche hervor (Fig. 194, 195). Sie scheinen allerdings stets einen ungleichen Durchmesser zu haben, und die breiteren unter ihnen beginnen sich frühzeitig zu verzweigen. Diese Ungleichheit nimmt nun weiterhin in der Weise zu, daß die stärkeren Hauptschläuche sich unregelmäßig verzweigen und die schwächeren dagegen im Wachstum zurückbleiben und sich wenig oder gar nicht verzweigen (Fig. 197). Immerhin kann die periphere Anordnung der Hauptschläuche noch bis zur Reifezeit des Sperma erhalten bleiben (Fig. 185); meist treten aber Verschiebungen dadurch ein, daß auch die Basen der stärkeren Schläuche sich ausdehnen, mitsamt den unregelmäßigen Zweigen den Centralraum an die Peripherie verdrängen und die schwächeren Hauptschläuche zuletzt nur als ihre Zweige erscheinen lassen (Fig. 196). Natürlich kann dabei auch der Basalkelch seine ursprüngliche regelmäßige Form völlig einbüßen.

Kurz — die älteren männlichen Gonanthen erfahren in der Regel eine solche Veränderung an der ursprünglich ziemlich regelmäßigen Anlage ihrer Entodermschläuche, daß das ganze Entoderm völlig regellos geformt erscheint. Offenbar hat also PAULY nur solche extreme Bildungen beobachtet, SCHULZE dagegen die weniger abweichend gebauten, da er von den Entodermschläuchen der männlichen Gonanthen nur angibt, daß sie stärker verzweigt seien als in den weiblichen Gonanthen und sich mehr ins Innere zurückziehen.

Von einem Zerfall und Schwund der Entodermschläuche habe ich in den männlichen Gonanthen bis zum Eintritt der Samenreife so wenig gesehen wie in den weiblichen. Auch in halbentleerten Gonanthen, deren Sperma nur durch eine besondere Öffnung hinausgekommen sein kann, habe ich noch ebenso wie Schulze die verzweigten Schläuche beobachtet. Freilich war dann der ganze Gonanth durch Zusammenziehung etwas verkleinert und die Schläuche erschienen bereits atrophisch, wenn auch durchaus nicht zusammengefallen. Mag nun diese Atrophie auch schon kurz vor der Entleerung des Samens beginnen, so hat dies doch keine besondere Bedeutung, da nach jener Entleerung der ganze Gonanth zweifellos zugrunde geht. Diese allen Gonanthen gemeinsame Erscheinung der Rückbildung nach der Keimreife ist aber etwas ganz andres, als was Pauly beobachtet haben wollte, daß nämlich die ganze Entwicklung des eigentlichen Gonanthen von Anfang an ein regelloser Rückbildungsprozeß sei. So ergeben sich also für die Gonanthen beiderlei Geschlechts eine relative Regelmäßigkeit ihres Baues und dessen Fortbestand bis zum Eintritt der Geschlechtsreife.

Jene Regelmäßigkeit bezieht sich auf die Gesamtform des gestielten Gonanthen, die wesentlich von dem gut gesonderten und intakten Außenectoderm abhängt, und dann vor allem auf die eigentümliche Umbildung des Entoderms. Diese letztere führt nun allerdings nicht zu einer vollkommen regelmäßigen Form, doch lassen sich bei sämtlichen weiblichen und vielen, namentlich den jüngeren männlichen Gonanthen die Grundzüge einer regelmäßigen Bildung gar nicht verkennen. Die Sonderung des Basalkelchs und der aus ihm hervorwachsenden verzweigten Schläuche, ihre Zahl (vier bis fünf) und periphere Anordnung um einen Centralraum sind der deutliche Ausdruck eines im allgemeinen ganz bestimmten Baues; wogegen allerdings hervorgehoben werden muß, daß er nirgends gewisse Schwankungen im einzelnen vermissen läßt. Es handelt sich also gar nicht um eine feste Norm mit gelegentlichen Ausnahmen, sondern um eine noch nicht fixierte, variable Form. Und diese Variabilität führt eben, wie wir sahen, bei den älteren männlichen Gonanthen zu jener unregelmäßigen Ausgestaltung der Entodermschläuche, deren Extreme Pauly mit Unrecht für die typische Bildung aller Gonanthen von *Cordylophora lacustsis* erklärte.

Diese Erörterung steht in nahem Zusammenhang mit der Frage nach den Ursachen der Entwicklung unsrer Gonanthen, vor allem der variablen, aber doch relativ regelmäßigen Entodermschläuche. Es wurde bisher allgemein angenommen (S. 97, 98), daß das Innenectoderm und die Keimzellen die Metamorphose des ursprünglichen, einfachen

Entodermsacks unmittelbar und mechanisch bewirkten, indem sie einwärts gegen ihn vorwüchsen oder vordrängen und ihn dadurch einbuchteten und spalteten. Allerdings wurde dies nicht weiter begründet, sondern galt wahrscheinlich für selbstverständlich, weil jenes Vordringen des Innenectoderms und der Eizellen eben als aktiver Vorgang erschien.

Dieser Vorstellung widersprechen aber gewisse Tatsachen ganz bestimmt, vor allem das nachweisbar passive Verhalten der Eizellen. Man vergleiche z. B. die beiden jungen Knospen Fig. 177, 178. In der unbedeutend größeren (Fig. 178) ist der Entodermsack mehrfach eingebuchtet und die annähernd kuglgen Eizellen sind in die Buchten so eingelagert, als wenn sie dieselben allerdings durch ihren Druck erzeugt hätten. Dies wird aber durch die etwas jüngere Knospe (Fig. 177) widerlegt. Denn obgleich dort sogar größere Eizellen als im ersten Fall vorhanden sind, fehlen die Einbuchtungen am Entodermsack vollständig; statt dessen sind die Eizelen an dem unverändert glatten Entoderm abgeplattet und wölben velmehr das Ectoderm nach außen vor, d. h. sie werden in ihrer Form und Lage vom Entoderm beeinflußt und nicht umgekehrt. Noch auffälliger wird dieser Einfluß etwas später, wann die Eizellen bereits in das Innere eingewandert sind und die Zwischenräume zwischen den Schläuchen ausfüllen; denn dabei passen sie sich mit ihren vieleckigen Formen, die ihnen doch nicht eigen sind, offenbar jenen Räumen und den sie begrenzenden Entodermschläuchen an (Fig. 179). Angesichts dieser Tatsachen muß das erste Bild (Fig. 178) so gedeutet werden, daß die Eizellen, statt durch ihren Druck die Entodermbuchten zu erzeugen, vielmehr passiv in die sonstwie entstehenden Buchten eindrangen, weil sich ihnen dort freier Raum und der geringste Widerstand darbot.

Den unzweideutigsten Beweis dafür, daß die ganze Umbildung des Entodermsacks unabhängig von den Eizellen erfolgt, liefern endlich solche bereits mit peripherischen Entodermschläuchen versehene Gonanthen, denen die Eizellen noch ganz oder doch im Bereich der Schläuche fehlen. So enthielt der Gonanth, dem die drei Durchschnitte Fig. 180 bis 182 entnommen sind, nur eine einzige Eizelle am Basalkelch, so daß also seine vier, oben verzweigten Entodermschläuche entstanden waren, ohne daß dabei eine Mitwirkung von Eizellen in dem bisher angenommenen Sinne hätte in Frage kommen können. Und da die angeführten Fälle nicht vereinzelte Ausnahmen, sondern nur eine Auswahl von zahlreichen gleichen Beobachtungen darstellen, so haben die Eizellen bei der Frage nach den Ursachen der Entwicklung der Entodermschläuche ganz auszuscheiden.

Nicht anders steht es mit der angeblich gleichen formbildenden Tätigkeit des Füllgewebes in den Gonanthen beiderlei Geschlechts. Das Innenectoderm der jüngsten männlichen Knospen verhält sich ähnlich wie die Eizellen gleich junger weiblicher Knospen: es kann, wenn es eine gewisse Stärke erreicht hat, wohl die Außenfläche des Gonanthen vorwölben, bleibt aber an derselben Stelle ohne jede Einwirkung auf das konvex gewölbte Entoderm, während es auf der andern Seite des Gonanthen bei geringerer Mächtigkeit sich in einer Ectodermbucht angesammelt hat (Fig. 184). Und nachdem das Innenectoderm in männlichen und weiblichen Gonanthen ins Innere eingedrungen ist und die Zwischenräume zwischen den Entodermschläuchen einnimmt, kommt es doch häufig genug vor, daß die letzteren sich mit breiten Flächen unmittelbar berühren, ohne jede Spur eines trennenden Füllgewebes, das doch angeblich die Ursache der Trennung sein sollte.

Zu allen diesen Tatsachen gesellt sich endlich eine nicht zu unterschätzende allgemeine Überlegung. Die hier in Betracht kommenden ectodermalen Gewebe erscheinen morphologisch völlig indifferent: die in eine Gonanthenknospe einwandernden Eizellen sind völlig regellos über den Entodermsack verteilt und die kappenförmige Anlage des männlichen Innenectoderms zeigt keine Spur einer Gliederung. Wie soll man sich nun denken, daß morphologisch so indifferente Gewebe durch ihren auf den Entodermsack ausgeübten Druck ihn in ganz bestimmter Weise und mit der beschriebenen Regelmäßigkeit umformen? Warum sollten jene Einwucherungen wenigstens in der Regel so verlaufen, daß nur vier bis fünf Schläuche gebildet werden, die am Basalkelch wurzeln, oben frei auslaufen, nur peripherisch stehen usw.? — Ich wüßte in der Tat nicht, wie diese Inkongruenz zwischen der Formbildung der Schläuche und dem Mangel jeglicher bestimmten Form an den sie angeblich verursachenden Eizellen und dem Innenectoderm ausgeglichen und erklärt werden könnte[1]. Kommt nun dazu, daß, wie ich zeigte, ein solcher Causalzusammenhang vielfach unmittelbar ausgeschlossen werden muß, und eine wirkliche Begründung desselben überhaupt nicht versucht worden ist, so bleibt nur übrig, diese Annahme vollständig abzulehnen und nach andern Ursachen jener Gonanthenbildungen von *Cordylophora lacustris* zu suchen.

---

[1] Gerechterweise muß ich hervorheben, daß für PAULY eine solche Schwierigkeit nicht bestand, da er weder die Regelmäßigkeit der Schläuche noch ihren unversehrten Zustand in den älteren Gonanthen anerkannte. Indem er überdies nach einer weitverbreiteten Auffassung jeden Gonanthen ohne weiteres für eine rückgebildete Meduse, also seinen Bau für ein phyletisches Rückbildungsprodukt hielt (Nr. 59, S. 769), mochte dies eine weitere Veranlassung sein, in der ganzen Entwicklung der Gonanthen von *Cordylophora* nur eine ungeordnete Rückbildung und in der Einwucherung der Keimzellen ihre unmittelbare Ursache zu erblicken.

Um nicht mißverstanden zu werden, schicke ich voraus, daß ich den Geschlechtszellen durchaus nicht ganz allgemein jede Beziehung zur Gonanthenbildung abspreche. Denn wie man auch die Entstehung der Medusen und Gonanthen auffassen mag, so hat man doch immer mit der Tatsache zu rechnen, daß sie im Gegensatz zu den zugehörigen, sterilen Hydranthen allein die definitiven Keimträger sind, und daß daher die Keimzellen bei der Entstehung dieser Keimträger irgendwie mitgewirkt haben dürften. Dieses allgemeine Zugeständnis ist aber etwas ganz andres als eine Erklärung der concreten Bildung des Gonanthen in der einzelnen Species durch einen angeblich formbildenden Einfluß der Keimzellen und des sie begleitenden Innenectoderms, der bei *Cordylophora,* wie wir sahen, bestimmt fehlt. Unter solchen Umständen erscheint das bestimmt gerichtete und geregelte Wachstum des Entodermsacks als ein durchaus selbständiges, dessen Ursachen im Entoderm selbst zu suchen sind.

Nun wachsen die fraglichen Schläuche nicht unvermittelt wie einfache Ausstülpungen aus dem Basalkelch hervor, sondern es gehen ihnen entsprechende Einkerbungen des Entodermsacks voraus, die noch nach dem Hervortreten der Schläuche im Basalkelch sichtbar bleiben und sich als longitudinale, nach innen vorspringende Falten darstellen, so zwar, daß die zwischen ihnen liegenden Rinnen in die Schläuche auslaufen (Fig. 182). Es zeigt sich hier also dasselbe wie bei der Entwicklung der Radialschläuche der Medusen, die durch die Täniolen des Knospenentoderms hervorgerufen werden; und sowie diese Täniolen sich als Homologa derjenigen der Hydranthen ergeben (S. 10), so lassen sich auch an den Hydranthenköpfchen von *Cordylophora* teils solide, teils faltige Täniolen nachweisen, die ebenso zweifellos als Homologa der Falten im Basalkelch der Gonanthen anzusprechen sind (Fig. 198, 199), mögen die letzteren nun direkt oder auf dem Umwege durch die Medusen von den Hydranthen abgeleitet werden. Denn auch die Zahl der Täniolen des Basalkelchs stimmt im allgemeinen mit der Zahl der Täniolen in den Hydranthen: im Hypostom sind es vier bis fünf und erst weiter abwärts vermehren sie sich ebenso wie die Tentakel, indem jeder Tentakel im Verlaufe einer von Täniolen begrenzten Rinne entspringt.

So erklärt sich die Entstehung der Entodermschläuche in den

Gonanthen von *Cordylophora* ebenso einfach wie befriedigend dadurch, daß das distalwärts gerichtete Wachstum des Entodermsacks durch die von den Hydranthen ererbten Täniolen in bestimmter Weise differenziert wird und in schlauchförmige, peripherische Fortsetzungen ausläuft. Allerdings vermißt man dabei eine vollkommene Regelmäßigkeit der Schläuche in Form, Zahl und Lage; ihre bereits erörterte Variabilität beweist jedoch nur, daß die Täniolenbildung in den Gonanthen von *Cordylophora* noch ebensowenig fixiert ist wie in ihren Hydranthen. Mit dieser Einschränkung stimmen also die Entodermschläuche der Gonanthen von *Cordylophora* nach ihrem Ursprunge mit den Radialschläuchen der Hydromedusen überein. Aus diesem identischen Ursprunge ergeben sich aber auch für die beiderlei Schläuche im allgemeinen dieselben Lagebeziehungen. Denn die Lage der Täniolen bringt es mit sich, daß die Schläuche in beiden Fällen vom Rande der Entodermkuppe, d. h. des künftigen Basalkelchs (*Cordylophora*) oder Centralmagens (Hydromedusen) und daher peripher längs des Außenectoderms aufwachsen, wodurch eben der Binnenraum für das Innenectoderm oder den Glockenkern geschaffen wird. Die Entodermschläuche der Gonanthen von *Cordylophora* und die Radialschläuche der Hydromedusen sind also wirkliche Homologa.

Dies gilt nun aber nicht in demselben Maße von den beiden eben genannten Ectodermprodukten, dem Innenectoderm von *Cordylophora* und dem Glockenkern der Medusen. Denn in der Form seiner ersten Anlage und seines definitiven Zustandes weicht jenes Innenectoderm nicht unbedeutend von einem Glockenkern ab. Indem es aber schließlich als kompakte Masse innerhalb der peripherischen Ectodermschläuche immerhin dieselben Lagebeziehungen aufweist wie ein solider Glockenkern, steht es ihm in diesem entscheidenden Verhalten immer noch näher als das Innenectoderm von *Hydractinia* und *Clava*, das anfangs allerdings einem Glockenkern so ähnlich sieht, aber wegen der Abwesenheit von Radialschläuchen jene Homologie der Lage niemals erreicht.

Wenn also auch das Innenectoderm von *Cordylophora lacustris* nur in gewissen Grenzen einem Glockenkern homolog ist, so muß doch anerkannt werden, daß die Gonanthen dieses Hydropolypen die Grundzüge eines Medusenbaues, nämlich allgemeine Homologa der Radialschläuche und des Glockenkerns enthalten. Kann nun daraus gefolgert werden, daß diese Gonanthen rückgebildete Medusen sind? Weismann, der in ihnen »keine Spur von medusoidem Bau« findet, hält daher auch ihre medusoide Abstammung für unentschieden (Nr. 70,

S. 251, 252); ich glaube dagegen aus meinen Befunden an denselben Gonanthen folgern zu können, daß sie trotz ihres medusoiden Baues keine rückgebildeten Medusen sind.

Bei der Untersuchung, ob ein bestimmter Organismus ein Rückbildungsprodukt ist oder nicht, hat man sich vor allem die Kriterien einer phyletischen Rückbildung zu vergegenwärtigen, die für den ganzen Organismus natürlich wesentlich dieselben sind wie für den einzelnen Körperteil. Nun ist es ja ein allgemein anerkannter elementarer Satz, daß die phyletische Rückbildung eines Körperteils sich am vollständigsten in seinem fertigen Zustande zeigt, auf den vorausgehenden Stufen der individuellen Entwicklung dagegen gradatim abnimmt, so daß die ersten dieser Entwicklungsstufen dem Zustande desselben Körperteils bei den noch nicht zurückgebildeten Vorfahren ähnlicher sind als die späteren Entwicklungsstufen. Das nächste Beispiel dafür bieten die Medusoide von *Tubularia*, die als vollkommene Medusenknospen beginnen, dann aber die medusoiden Anlagen völlig zurückbilden und unterdrücken: die Radialkanäle schwinden, Ringkanal, Velum, Tentakel, Glockenhöhle werden ganz oder teilweise unterdrückt usw.

In den Gonanthen von *Cordylophora* vermisse ich eine solche fortschreitende Rückbildung durchaus: die ersten Anlagen erhalten sich nicht nur bis zuletzt, d. h. bis zum beginnenden Absterben der Gonanthen[1], sondern zeigen teilweise selbst eine fortschreitende Umbildung, so daß umgekehrt wie bei der Rückbildung der Medusoide von *Tubularia* die Medusenähnlichkeit jener Gonanthen im Verlaufe ihrer individuellen Entwicklung eher zunimmt als abnimmt. Ich erinnere hier vor allem an das Innenectoderm, dessen erste Anlage mit einem Glockenkern nur die Abstammung vom Ectoderm gemein hat; sie verbreitet sich, namentlich deutlich in den männlichen Gonanthen, über die ganze Außenseite des noch ungesonderten Entodermsacks und wiederholt dadurch die kappenförmige Bildung des Innenectoderms von *Hydractinia*, deren Gonanthen ebenfalls keine Rückbildung, aber auch keinen Medusenbau erkennen lassen (S. 77). Erst durch die Entstehung der Entodermschläuche wird es dem Innenectoderm von *Cordylophora* ermöglicht, in den Centralraum einzudringen und dadurch die charakteristische Lage eines Glockenkerns zu gewinnen. Die Gonanthen von *Cordylophora lacustris* durchlaufen also, bevor sie ihren definitiven, aber immerhin noch sehr unvollkommenen Medusenbau erreichen, einen nicht medusoiden Zustand, der bei den Gonanthen von *Hydractinia* dauernd ist; und daraus folgt nach dem bekannten, oben angedeuteten Grundsatz, daß die Gonanthen von *Cordylophora lacustris* zu unmittelbaren Vorläufern keine Medusen, sondern Gonanthen ohne jeden medusoiden Bau hatten.

---

[1] Ich brauche wohl nicht zu befürchten, daß jemand diese Altersinvolution mit einer phyletischen Rückbildung verwechselt.

Auf Grund dieses Ergebnisses erhält auch die merkwürdige Beobachtung Allmans, daß einzelne Gonanthen von *Cordylophora lacustris* gerade so wie diejenigen einer Clavide (*Rhizogeton fusiforme,* s. Agassiz Nr. 1, S. 226) nach der Entleerung der Geschlechtsprodukte sich in einen Hydranthen verwandelten (Nr. 3, S. 204), eine andre Bedeutung, als Weismann ihr zugestehen möchte. Nach letzterem würde jene Erscheinung nicht dafür sprechen, daß die Gonanthen von *Cordylophora* von Hydranthen abstammten, weil die Gonanthen der Claviden trotz derselben Metamorphose nachweisbar rückgebildete Medusen seien (Nr. 70, S. 251). Diese letztere Annahme habe ich aber bereits widerlegt (S. 77, 78); und so muß jene Verwandlung der Gonanthen von *Cordylophora* in einen Hydranthen allerdings als ein starkes Indicium für ihre polypoide Abstammung gelten.

Thecaphora.

Die Geschlechtsindividuen der Thecaphora sind in der Regel in eine feste chitinige Kapsel (Gonotheca) eingeschlossen; eine solche Kapsel mit ihrem Inhalt heißt ein Gonangium. Nach der bisher allgemein angenommenen, namentlich durch Allman festgestellten Terminologie gilt das anfangs im Gonangium allein befindliche Individuum für ein polypoides Blastostyl, aus dem ebenso wie bei den Athecata entweder Medusen oder medusoide »Gonophoren« als die eigentlichen Geschlechtsindividuen durch Knospung hervorgehen sollen. Ich beginne mit denjenigen Familien der Thecaphora, deren Keimbehälter als Gonophoren bezeichnet werden.

15. Sertularia argentea (Taf. IX, X).

Von L. Aggasiz stammt die erste Beschreibung der Gonangien einer *Sertularia,* nämlich der *Sertularia* (*Dynamena* Ag.) *pumila* (Nr. 1, S. 329). Das Blastostyl (Axis Ag.) ist ein röhrenförmiges Gebilde, dessen distales Ende sich scheibenförmig an den Scheitel der Gonotheca anschließt und von dort aus verzweigte Ausläufer rückwärts entsendet. An diesem Blastostyl knospt ein einziges medusoides Gonophor, mit einer doppelten Wandschicht als Fortsetzung derjenigen des Blastostyls und einem axialen proboscisähnlichen Schlauch, der von der Wurzel des Gonophors aus als Duplicatur des Entoderms vorwächst. Die Keimmassen liegen zwischen diesem Schlauch und der Doppelwand.

Allman läßt das weibliche Blastostyl von *Sertularia pumila* dicht mit Eizellen besetzt sein und schildert ferner den Austritt der reifen Eier aus dem Gonophor (Nr. 3, S. 43). Dieses soll die Scheitelplatte des Blastostyls durchbrechen und einen außerhalb des Gonangiums liegenden von Gallerte umhüllten Bruchsack bilden, der die Eier enthält (Acrocyste). Bei derselben *Sertularia* fand Allman deutliche Eizellen im Stamm und nahm an, daß sie in das Blastostyl und von dort in das Gonophor einwanderten, wo sie dem »Medusen-Manubrium« aufsäßen (a. a. O S. 150). — Durch de Varenne wurde dies bestätigt (Nr. 67, S. 639).

Ausführlicher schildert Weismann dieselben Gonangien (Nr. 70, S. 169—171). Sie sitzen an Haupt- und Nebenästen auf dem Basalstück eines Hydranthen und enthalten ein schlauchförmiges Blastostyl, dessen distales Ende sich als »Deckenplatte« an die Schlußwand der Gonotheca anlegt. Aus dem Blastostyl entspringt zur Zeit nur ein Gonophor, und zwar das erste an der Basis des Blastostyls, das folgende darüber usf. Die im Entoderm des Stammes entstehenden Eizellen rücken durch das Blastostyl in das Gonophor ein, wo sie bald die Grenzlamelle durchsetzen und so ins Ectoderm gelangen. Diese letztere Schicht, die die Eizellen und den Entodermsack oder »Spadix« unmittelbar überzieht, entspreche dem Ectoderm des Manubrium; darüber seien noch drei Blätter nachweisbar, »die zusammen die Glocke der Meduse repräsentieren« — das Subumbrellarepithel, die Entodermlamelle, die an der Basis des Ovarium vom Spadix entspringe, und das Exumbrellarepithel.

Das reifende Gonophor sondert noch innerhalb des Gonangium auf seiner Oberfläche eine geschichtete Gallerte ab, die »Acrocyste«; sobald es völlig reif geworden, »wächst es durch eine Öffnung in der Spitze des Gonangiums Hernia-artig hervor und dehnt sich dort zu einem ansehnlichen Sack aus, der mit dem gallertartig aufquellenden Secret umgeben ist. Die inzwischen befruchteten Eier treten in den Hohlraum dieses dickwandigen Sackes aus, während das Gonophor selbst mit allen seinen Teilen sich wieder in das Gonangium zurückzieht«. Darauf bildet es an Stelle des zur Seite gedrängten Blastostyls eine Art von Deckenplatte und fällt einer Resorption (Histiolyse) anheim, wodurch für das folgende Gonophor Platz geschaffen wird.

Die männlichen Keimzellen entstehen ebenfalls im Entoderm des

Stammes und reifen in ebensolchen medusoiden Gonophoren wie die Eizellen. Das erste Gonophor legt sich während seines Wachstums an die Deckenplatte des Blastostyls und verdrängt sie allmählich von ihrem Platz. Darauf bildet sich die ganze obere Hälfte des Blastostyls zurück und verschwindet vollständig.

Die bisher allgemein untersuchte *Sertularia pumila* habe ich nicht zur Verfügung gehabt, sondern nur ein weibliches Stöckchen von *Sertularia argentea* aus Helgoland, deren ältere Gonangien sich äußerlich von denen der *Sertularia pumila* dadurch unterschieden, daß die Gonotheca am distalen Ende zwei einander entgegengesetzte seitliche Hörner besitzt (Fig. 215, 216). Ich habe alle Entwicklungsstufen dieser Gonangien untersuchen können.

Die Eizellen von *Sertularia argentea* entstehen wie bei *Sertularia pumila* (s. o.) im Entoderm des Stammes und wandern schon in die jungen Gonangien ein. Ihre Entstehung aus Entodermzellen ist dieselbe wie bei *Corydendrium* und *Clava* (S. 59, 80, 81). Zuerst teilt sich der Kern einer entodermalen Epithelzelle so, daß einer von den Kernen die basale, der andre die distale Hälfte der Zelle einnimmt (Fig. 201). Dann vergrößert sich der Kern der basalen Hälfte, die ihn umschließende Plasmazone wird dunkler und die ganze Zellmasse dehnt sich aus; dann erfolgt die Trennung beider Zellhälften, worauf die basale Hälfte zur Eizelle, die andre zu der sie von der Entodermhöhle trennenden Deckepithelzelle wird (Fig. 202). Diese letztere ist anfangs noch kegelförmig, wird aber nebst den benachbarten Epithelzellen durch das Wachstum der Eizelle abgeplattet. Erst später, nachdem die Eizelle das Epithel merklich gehoben hat, gleicht es sich wieder vollkommen aus.

Diese Befunde decken sich aber keineswegs mit den Angaben meiner Vorgänger, daß bei *Sertularia pumila* die Keimstätte der Eizellen das Entoderm sei. Nur DE VARENNE glaubt gesehen zu haben, daß diese Keimstätte gleichzeitig auch die Ursprungsstätte der Eizellen sei, so zwar, daß diese aus je einer ganzen Entodermzelle entständen und daher stets an die Entodermhöhle selbst grenzten (a. a. O.); doch hat schon WEISMANN diesen durch eine unvollkommene Untersuchungsmethode gewonnenen Befund mit Recht als irrig bezeichnet (Nr. 70, S. 171). Dagegen stellte WEISMANN für alle Hydropolypen mit entodermaler Keimstätte (also auch für *Sertularia*) fest, daß bei ihnen ein bestimmter Nachweis entodermaler Abkunft ihrer Keimzellen überhaupt nicht erbracht werden konnte; und deshalb entschied er sich auf Grund allgemeiner Erwägungen dafür, daß »in allen diesen Fällen die im Entoderm zu Keimzellen werdenden Eizellen an Ort und Stelle aus dem Ectoderm eingewandert sind«, »mag dies durch Beobachtung bestätigt werden können oder nicht« (Nr. 70, S. 289).

Ich habe nun jene Feststellung Weismanns für *Corydendrium, Hydractinia, Clava, Coryne* und jetzt eben für *Sertularia* unmittelbar widerlegt, woran sich noch weitere analoge Befunde bei *Sertularella, Gonothyraea, Obelia* anreihen werden. Damit entfällt auch die aus der unzutreffenden Voraussetzung gezogene Schlußfolgerung Weismanns. Und wenn er seiner Sache so sicher zu sein glaubte, daß er selbst einen direkten Nachweis der behaupteten ectodermalen Herkunft jener Keimzellen für entbehrlich hielt, so ist es durch meine Befunde umgekehrt mehr als wahrscheinlich geworden, daß, wo ein entodermaler Ursprung der Keimzellen, die nur im Entoderm angetroffen werden, noch nicht nachgewiesen ist, sie immerhin tatsächlich aus Entodermzellen entstehen (S. 60). — Nachdem sich aber einmal herausgestellt hat, daß die Keimzellen der Hydropolypen bald im Entoderm, bald im Ectoderm entstehen (*Podocoryne, Dendroclava* ♀, *Bougainvillea* ♂, *Pennaria, Tubularia, Eudendrium, Dicoryne, Cordylophora*), ist es natürlich von keiner grundsätzlichen Bedeutung mehr, welcher Modus für die einzelne Art gilt.

Ich wende mich nun zur Entwicklungsgeschichte der Gonangien unsrer *Sertularia*. Sie knospen als kleine, kreiselförmige Gebilde aus dem Stamm hervor (Fig. 200), und zwar in Ebenen, die senkrecht zu derjenigen stehen, in der die fiederförmig angeordneten Hydranthen liegen. Sie bestehen aus der festen Gonotheca und dem darin eingeschlossenen, aus Ecto- und Entoderm gebildeten Weichkörper, für den ich aber den bisher üblichen Namen »Blastostyl« ablehne, da er nach meinen Beobachtungen sich wenigstens bei den Sertulariden und Plumulariden weder als Träger von selbständigen Geschlechtsindividuen noch als Homologon der Blastostyle der Athecata erweist, vielmehr selbst ein Geschlechtsindividuum darstellt wie die Gonanthen der Athecata. Er kann daher nur ebenso heißen.

Das Gonangium von *Sertularia argentea* behält äußerlich die Kreiselform noch längere Zeit, auch nachdem schon Eizellen in dasselbe eingewandert sind; sein Gonanth zeigt dagegen sehr bald gewisse typische Veränderungen (Fig. 203). Das Ectoderm, das anfangs der Gonotheca dicht anliegt, bleibt in dieser Verbindung nur an ihrer ziemlich ebenen Schlußseite und eine kurze Strecke weit über den Rand dieser Seite hinaus, zieht sich aber weiter abwärts im größten Teil des kegelförmigen

Gonangium von der Gonotheca vollständig zurück. Das abgerundete Ende des Entodermschlauchs stößt mit seinem Scheitel an die Schlußplatte des Ectoderms, folgt ihm aber oft nicht bis zum Rande der Schlußseite, so daß dort Lücken zwischen beiden Schichten bleiben, die ich um so weniger schlechtweg als Kunstprodukte infolge der Konservierung bezeichnen möchte, als gleich darunter die Verbindung von Ecto- und Entoderm eine feste und dauernde ist.

Die im Entoderm des Gonanthen befindlichen Eizellen stülpen es gegen die Höhlung in ähnlicher Weise aus, wie es bei *Corydendrium* geschieht, so daß sie nur mit einem kleinen Teile ihrer Oberfläche das Ectoderm berühren. Niemals habe ich beobachtet, daß zwischen ihnen und dem Ectoderm die ursprüngliche Grenzlamelle fehlte, die vielmehr, wenigstens bis zum Auftreten des Innenectoderms, stets über die Eizellen hinzieht. Anderseits müßte eine aktive Durchbohrung der Grenzlamelle durch die Eizellen zur Folge haben, daß sie aus dem Niveau des Entoderms hervortreten, was aber auf den hier besprochenen Entwicklungsstufen normalerweise niemals vorkommt[1]. Allerdings ist aber sehr bald auch zwischen dem Entoderm und den größeren Eizellen eine neue Grenzlamelle zu sehen, so daß sie von da ab von einer cuticularen Hülle vollständig umschlossen sind.

Während des weiteren Wachstums der Gonangien verändert sich ihre Gestalt in auffälliger Weise (Fig. 204). Sie strecken sich bedeutend und schwellen dabei in der Mitte ihrer Länge an, verschmächtigen sich dagegen distalwärts im Zusammenhang mit einer Veränderung ihrer früheren Endfläche. An zwei einander gegenüberliegenden Stellen des Randes dieser Fläche wächst die Gonotheca in zwei hornähnliche hohle Fortsätze aus, zwischen denen die Mitte der Fläche kraterförmig hervortritt (Fig. 215, 216). Der Endabschnitt des Gonanthen, der mit den eben genannten Teilen der Gonotheca in Verbindung bleibt, ist die schon erwähnte Deckenplatte; sie entsendet in die Hörner der Gonotheca entsprechende Zipfel beider Körperschichten, darunter zieht aber nur das Ectoderm auf eine kurze Strecke an der Gonotheca hinab. Unter der Mitte der Deckenplatte hat sich indessen der von der Gonotheca weit abstehende Gonanth stark zusammengezogen, und diese anfangs kurze Einschnürung wächst allmählich zu einem röhrenförmigen Abschnitt oder dem Hals des Gonanthen aus, an den sich weiter abwärts der die reifenden Eizellen enthaltende Hauptabschnitt oder der Keimsack anschließt. Durch die wachsenden Eizellen wird er nach außen bauchig aufgetrieben; da sie aber gerade nach innen vorragen, verengen sie seine Höhlung bis auf spaltförmige Zwischenräume. Unter dem Keimsack, wo sich nur kleinere Eizellen der Gonanthen befinden, verschmächtigt er sich wieder zu einem einfach schlauchförmigen Basalabschnitt.

---

[1] Bisweilen traf ich zweifellos kranke Gonangien von *Sertularia argentea* an, in denen einige große Eizellen selbst das ganze Ectoderm durchbrochen hatten und nun außerhalb der Gonanthen lagen.

Die beschriebene Form der Gonotheca ist nicht vollkommen radiärsymmetrisch, da die Hörner nach einer Breitseite gebogen sind, und diese letztere im Bereich des Halses konkav, darunter aber nur wenig vorgewölbt ist, so daß sie im ganzen als die flachere Seite gegenüber der andern, gleichmäßig konvexen Breitseite imponiert. In der Regel ist eine entsprechende Biegung des Gonanthen ebenfalls vorhanden und der Gegensatz seiner beiden Breitseiten nimmt, wie sich gleich zeigen wird, in der Folge bedeutend zu. Um ihm einen rein äußerlich passenden Ausdruck zu geben, nenne ich die flachere Seite der Gonotheca und die ihr korrespondierende Seite des Gonanthen die Bauchseite, die gegenüberliegende die Rückenseite.

In dieser Entwicklungsperiode des Gonangium, in der es beinahe schon die definitive Größe erreicht hat, besteht sein Weichkörper noch immer bloß aus dem einheitlichen, im ganzen flaschenförmigen Gonanthen mit den zwei einfachen Epithelien des Ectoderms und des Entoderms. Dennoch zeigen sich an ihm schon die Anfänge weiterer Um- und Neubildungen. — Frühzeitig hat sich der Keimsack an der Bauchseite unmittelbar unter dem Ansatz des Halses stärker hervorzuwölben begonnen, und innerhalb dieser Vorwölbung sieht man eine nach innen vorspringende und nach Ausweis von Längs- und Querdurchschnitten etwa linsenförmige Verdickung des Ectoderms (Fig. 204, 213). Darauf löst sich die tiefere Hauptmasse dieser Verdickung als linsenförmige Platte von dem außen zurückbleibenden Epithel oder der einfachen Fortsetzung des übrigen Ectoderms ab; und die Ablösung ist eine so vollkommene, daß zwischen beiden Schichten eine neue Grenzlamelle entsteht. Die linsenförmige Platte ist nun die Anlage eines ebensolchen Parectoderms oder Innenectoderms, wie wir es bei *Hydractinia* kennen lernten.

Während dieses Innenectoderm der Gonanthen von *Sertularia argentea* sich zwischen dem Außenectoderm und dem Entodermsack ausbreitet und dünner wird, spaltet es sich in zwei Schichten, die in allen Dingen der äußeren Deckschicht und der inneren Anlage des Füllgewebes bei *Hydractinia* entsprechen (Fig. 205). Beide bleiben nicht lange glatt getrennt, sondern vereinigen sich wieder auf kürzere oder längere Strecken oder verbinden sich wenigstens durch Zellenbrücken (Fig. 206). Die tiefere Schicht entsendet in alle spaltförmigen Zwischenräume zwischen Eizellen und Entoderm zarte Fortsätze, die jene Zellen allseitig mit einem lockeren, bindegewebsartigen Füllgewebe umspinnen. Diese passive Einbeziehung der noch in Entodermnischen ruhenden Eizellen in das Innenectoderm wird später noch auffälliger, sobald die tiefen Falten des Entodermsacks sich zwischen den großen Eizellen nach innen zurückziehen und wieder einen einfachen, wenig eingebuchteten Schlauch bilden; denn alsdann hebt sich die Masse der zusammengedrängten Eizellen mit dem sie umhüllenden Füllgewebe wie eine besondere Schicht von dem Entoderm ab (Fig. 207). Die Übereinstimmung mit den Gonanthen von *Hydractinia* läßt sich auch in diesem Punkte nicht verkennen.

Es verlassen also die Eizellen von *Sertularia* zweifellos das Entoderm, in dem sie anfangs lagern, aber doch auf eine ganz andre Weise als wie es WEISMANN annahm. Weder durchbrechen sie die Grenzlamelle (S. 112), noch führen sie überhaupt eine aktive Ortsveränderung aus, sondern werden an Ort und Stelle noch innerhalb des Bereichs des Entoderms in das Füllgewebe des Innenectoderms aufgenommen, um aus jenem Bereich erst durch spätere Lageveränderungen des Entoderms selbst herauszukommen.

Eine zweite ectodermale Neubildung beginnt gleichzeitig mit der Entwicklung des Innenectoderms, also ebenfalls an dem noch ungeteilten Gonanthen, jedoch an der Außenseite des Ectoderms (Fig. 204, 205). Dieses verdickt sich an verschiedenen Stellen des Keimsacks zu unregelmäßigen äußeren Vorsprüngen; die aufgelockerte, vacuolisierte äußere Lage dieser Vorsprünge löst sich zuerst dicht über der Anlage des Innenectoderms von der darunter zurückbleibenden festeren Epithellage ab, worauf diese Abblätterung sich rasch über den ganzen Keimsack und aufwärts über ihn hinaus längs des Halses ausbreitet. Gleichzeitig hebt sich diese äußerste Ectodermlage frei von dem darunterliegenden Ectodermepithel (Außenectoderm) ab, so daß man sie als Mantel (Tunica) der Gonanthen bezeichnen kann. Zuletzt reicht dieser Mantel aufwärts bis an die Deckenplatte, abwärts bis zum Basalabschnitt des Gonanthen und läuft an diesen Grenzen in das übrige Ectoderm aus (Fig. 207). Auch längs der Mitte der Rückenseite unterbleibt die Sonderung des Mantels, so daß dort nur eine einfache Ectodermlage das Entoderm überzieht (Fig. 213).

Entsprechend seiner unregelmäßigen Anlage besteht der Mantel der Gonanthen von *Sertularia* nicht aus einem glatten Epithel, sondern zeigt ganz unregelmäßige Verdickungen und dürfte gelegentlich selbst durchbrochen sein. Immerhin kann man die von ihm umschlossene spaltförmige Höhle die Mantelhöhle nennen. — Es ist nicht unwichtig, hervorzuheben, daß der Mantel, obgleich er vornehmlich den Keimsack überdeckt, doch eigentlich nicht zu dem letzteren, sondern nach seinen Grenzen zum ganzen Gonanthen gehört, was später noch deutlicher hervortritt.

Nachdem die Ausbildung des Innenectoderms und der Tunica bis zu einem gewissen Grade vorgeschritten ist, beginnt eine eingreifende Veränderung am ganzen Keimsack. Seine ventrale Vorwölbung nimmt in dem Maße zu, als die in ihm enthaltenen Eizellen wachsen und sich dabei von der Rückenseite zurückziehen. Zugleich verschiebt sich der Ansatz des sich verlängernden und verschmälernden Halses so weit dorsalwärts, daß er vollständig an der Rückenseite des Keimsacks entspringt, wodurch die Bauchseite des letzteren noch stärker hervortritt (Fig. 205). Dann sieht man schon unter der Tunica eine Einschnürung zwischen dem Halse und dem Keimsacke, die immer weiter abwärts vorrückend von der Rückenseite des Keimsacks eine röhrenförmige Fortsetzung des Halses abschnürt, bis diese endlich bis dicht an den Basalabschnitt des Gonanthen heranreicht (Fig. 207). Ein wenig unterhalb dieser Stelle entwickelt sich von der Bauchseite her eine ähnliche, aber schräg dorsal- und aufwärts gerichtete Einschnürung zwischen dem Keimsack und dem Basalabschnitt des Gonanthen, was zur Folge hat, daß der Keimsack endlich nur noch durch einen kurzen Stiel mit dem Basalabschnitt einerseits und dem verlängerten Halse anderseits zusammenhängt (Fig. 217). In der Regel ist der letztere frei von Eizellen, und nur gelegentlich fand ich darin einige kleine Eizellen.

Die Tunica hört, wie vorher an dem mittleren Rückenstreifen des ursprünglichen Keimsacks, nunmehr auch an der langen Halsröhre des Gonanthen auf; und da deren ectodermale Umhüllung sich nicht von der seitlich abgeschlossenen Tunica unterscheidet, so erscheint die entodermale Achse der Halsröhre in die Tunica eingebettet (Fig. 214), und die letztere erst recht als ein nicht dem Keimsack, sondern dem ganzen Gonanthen angehörender Teil.

Der Austritt der reifen Eier aus dem Keimsack in die Acrocyste, eine gallertig-cuticulare Blase außerhalb des Gonangium, wurde von Allman und Weismann wesentlich übereinstimmend angegeben (S. 112), aber wie der letztere Beobachter ausdrücklich bemerkt (Nr. 70, S. 170 Anm.), nicht direkt beobachtet, sondern aus einzelnen nicht zusammenhängenden Befunden erschlossen. Ich habe denselben Vorgang bei *Sertularia argentea* in einer lückenlosen Reihe von aufeinanderfolgenden Stufen verfolgen können, ihn aber anders gefunden als die genannten Beobachter. Dies kann nicht wohl auf die Verschiedenheit der beiderseits untersuchten *Sertularia*-Arten zurückgeführt werden, da das wirklich Beobachtete in beiden Fällen übereinstimmt, und meine neuen Befunde nur an die Stelle der früheren hypothetischen Ergänzungen treten.

Während der Abschnürung des Keimsacks nähert sich sein Scheitel der Deckenplatte und drängt den bereits in Schrumpfung begriffenen Hals des Gonanthen zur Seite (Fig. 206, 207). Dann zeigen sich in der Mantelhöhle schon die ersten Spuren der Acrocysten-Gallerte, nämlich außerordentlich zarte, konzentrisch um den Scheitel des Keimsacks verlaufende Streifen als Ausdruck von aufeinander abgelagerten Secretschichten. In dem Maße als diese Ablagerungen zunehmen, schreitet die Rückbildung des Halses und der Deckenplatte weiter fort. Der Hals schrumpft zu einem schmalen, soliden Strang zusammen, dessen obere Abschnitte noch vor dem Austritt der Eier aus dem Gonangium ganz unkenntlich werden können, oder wenn sie auch bis nach diesem Zeitpunkt sichtbar bleiben, immerhin als ein wirkliches Rudiment zu bezeichnen sind (Fig. 208, 217). Nur der unterste, in den Basalabschnitt des Gonanthen einmündende Teil des Halses scheint der Rückbildung länger zu widerstehen. Während seiner Atrophie rückt der Hals ganz an die Dorsalseite des Gonangium und zieht dabei auch das blasig aufgetriebene und nach der bisherigen Übung zur Deckenplatte gerechnete Ende des ursprünglichen Entodermsacks mit sich; der Schlußplatte des Gonangium oder seinem Deckel liegt alsdann nur noch das dünn ausgezogene Ectoderm der Deckenplatte an, in dessen Rand schon vorher ein ganzer Kranz von Zähnen aus der Gonotheca eingewachsen ist.

Infolge der beschriebenen Rückbildungen hat sich die von der Gallerte mehr und mehr angefüllte Mantelhöhle über dem Keimsack bedeutend erweitert; und wahrscheinlich unter dem Druck dieser wachsenden Gallerte wird endlich die dünne Ectodermdecke durchbrochen und der Deckel des Gonangium gehoben, der dann noch einige Zeit an einer Stelle des Randes der Öffnung hängen bleibt (Fig. 209). Am Keimsack hat sich indessen das Ectoderm durch starke Ausdehnung außerordentlich verdünnt; nur am Scheitel ist es wie schon früher verdickt, und diese Scheitelplatte spielt beim Austritt der Eier eine besondere Rolle. Denn während die Gallerte unter dem Deckel nach außen hervorquillt, stülpt sich jene Scheitelplatte in der Form eines Handschuhfingers in den Gallertpfropf hinein und rückt mit ihm bis dicht vor die Öffnung. In diesen von der Scheitelplatte gebildeten Bruchsack des Außenectoderms zwängt sich je ein reifes Ei, nachdem das umgebende Füllgewebe zerrissen oder aufgelöst ist, hinein, erweitert ihn entsprechend und zerreißt ihn an seiner Spitze, um in die massig vorgequollene Gallerte überzutreten (Fig. 210). Nach jedem Durchtritt eines Eies schließt sich der Bruchsack wieder (Fig. 211), bis ein andres Ei aus dem Keimsack vordringt. Indem aber die Eier sich innerhalb der aus dem Gonangium hervorgequollenen Gallertmasse ansammeln, entsteht um sie herum eine kuglige Höhle, an deren Peripherie die Gallertschichten zu einer festen Membran verschmelzen. Damit ist die Acrocyste hergestellt, die noch längere Zeit, wahrscheinlich bis zur Ausbildung der »Planulae«, durch ihren Gallertstiel mit dem Gonangium zusammenhängt (Fig. 217).

Sobald alle Eier den Keimsack verlassen haben, zieht er sich stark zusammen, das Ectoderm verdickt sich wieder, der Entodermschlauch verkürzt sich und das zwischen diesen beiden Teilen befindliche Füllgewebe ballt sich zu einer kompakten Masse zusammen.

Über die weiteren Schicksale des Gonangium unsrer *Sertularia* ist es nicht ganz leicht ins reine zu kommen, weil die mit einer gefüllten Acrocyste besetzten Gonangien, von denen ich eine beträchtliche Anzahl untersuchte, ganz divergente Bildungen zeigen. A priori wäre es ja sehr wahrscheinlich, daß der Basalabschnitt des Gonanthen, der allein noch entwicklungsfähige Eizellen enthält, in dem Maße als der entleerte erste Keimsack sich zurückbildet und unter der Acrocyste zusammenschrumpft, einen zweiten Keimsack durch Abschnürung aus sich hervorgehen ließe. Ich habe jedoch niemals eine Andeutung eines solchen Vorgangs gesehen und keine Veranlassung anzunehmen, daß dies bloß einem ungünstigen Zufall zuzuschreiben sei, da sämtliche hier in Betracht kommende Gonangien ausschließlich Rückbildungsstufen jenes Basalabschnitts aufweisen[1].

Im einfachsten Fall löst sich die Verbindung des Basalabschnitts mit dem Rudiment des Keimsacks, der letztere verschwindet nebst der Acrocyste, und der Basalabschnitt zerfällt im Grunde der im übrigen leeren Gonotheca, ohne daß seine zum Teil schon ziemlich großen Eizellen ihn verlassen hätten (Fig. 216). In andern Fällen zeigt sich der Basalabschnitt in breitem Zusammenhange mit dem scheinbar eben erst entleerten Keimsack, enthält aber keine größeren Eizellen mehr wie früher, und ist in seiner unteren Hälfte schon zu einem Faden zusammengeschrumpft (Fig. 215). Unter solchen Umständen ist es wenigstens möglich, wenn auch m. E. nicht wahrscheinlich, daß die größeren Eizellen eines solchen Basalabschnitts vorher in den ersten Keimsack eingewandert und dort zur Reife gekommen waren.

---

[1] Die Bildung neuer Keimsäcke über dem ersten, also aus der Halsröhre heraus, wie es Weismann für *Sertularia pumila* annimmt (S. 112), ist bei *S. argentea* natürlich völlig ausgeschlossen, da die Halsröhre sich schon vor der Entleerung des ersten Keimsacks zurückbildet.

Nach allem erzeugen also die Gonanthen von *Sertularia argentea* nur einen einzigen Keimsack aus ihrer oberen Hälfte, während die untere Hälfte, der Basalschnitt, zu keiner solchen Ausbildung gelangt und zugrunde geht, selbst wenn er größere Eizellen enthält.— In allen Fällen geht die Rückbildung des Mantels mit derjenigen des Keimsacks und des übrigen Gonanthen Hand in Hand, nachdem er ausschließlich als ein Hüllorgan, und wie es scheint weniger des Keimsacks als der sich ansammelnden Gallerte gewirkt hat.

Endlich habe ich noch einige Gonangien beobachtet, in denen ein Keimsack überhaupt nicht zur Abschnürung kam. Die Gonanthen dieser Kapseln bleiben einfache Schläuche mit kurzem, weiten Hals, auch nachdem die Bildung der Tunica begonnen hatte (Fig. 212). Daß aber die Abschnürung des Keimsacks nicht etwa nur verschoben, sondern ganz aufgegeben war, glaube ich daraus entnehmen zu dürfen, daß einige große Eizellen nach Durchbruch des sie umschließenden Entoderms in den Hals und den Hohlraum der Deckenplatte vorgedrungen, also doch wohl bestimmt waren, dort zu reifen und den Gonanthen und das Gonangium direkt, ohne Vermittlung eines abgeschnürten Keimsacks zu verlassen. Ich glaube auch nicht, daß diese ungewöhnliche Erscheinung gleichzeitig eine pathologische sei, denn eine solche Verwandlung des ganzen Gonanthen in einen sackförmigen Keimträger wurde bereits von Weismann bei andern Thecaphoren (*Plumularia*, *Sertularella*) teils ebenfalls als Ausnahme, teils als normaler Entwicklungsvorgang festgestellt, und ich werde dafür noch weitere Belege beibringen.

Diese Befunde erweisen schon eine unverkennbare Übereinstimmung zwischen den Gonanthen von *Sertularia* und denen der Athecata und eine gewisse Berechtigung, die ersteren nicht als Blastostyle, sondern als Homologa der Gonanthen der Athecata anzusehen. Spätere Vergleiche werden dies noch vollständiger begründen.

Die schon im Eingange dieses Kapitels angeführte Auffassung, daß in jedem Gonangium ein polypoides Blastostyl durch Knospung Medusen oder »Gonophoren« von dem phyletischen Wert einer Meduse erzeugt, erfreut sich noch immer allgemeiner Zustimmung, da sie teils durch unmittelbare Beobachtungen, teils durch Vergleiche gestützt wird. In der Tat kann es nicht bezweifelt werden, daß, wie ich selbst es noch ausführen werde, die Medusen und sonstigen Keimträger der Campanulariden (*Gonothyraea*, *Campanularia*, *Obelia* usw.) aus den ursprünglichen Individuen der Gonangien wirklich hervorknospen; und da solche Knospenträger bei den Athecata (*Podocoryne*, *Hydractinia*, *Eudendrium* usw.) sich in überzeugendster Weise als mehr oder weniger modifizierte Hydranthen oder »Blastostyle« erweisen, konnten auch die Träger der Geschlechtsindividuen bei den Campanulariden scheinbar mit Recht für Blastostyle erklärt werden.

Diese Deutung wurde alsdann auf den ganz ähnlichen Inhalt der Gonangien der übrigen Thecaphora übertragen, wo sich überdies ein direkter Beweis für den Polypencharakter des knospentragenden Blastostyls fand, indem das Blastostyl der weiblichen Gonangien in mehreren *Halecium*-Arten neben dem Gonophor richtige Hydranthenköpfchen trägt (Hincks, Nr. 45, S. 221, Allman, Nr. 3, S. 58). So entstand die Überzeugung, daß jedes Gonangium ganz allgemein nicht wie das »Gonophor« der Athecata ein einzelnes Geschlechtsindividuum vorstelle, sondern gewissermaßen einen Stock einschließe, bestehend aus einem Hydranthen (Blastostyl) und den daran knospenden Geschlechtsindividuen (Gonophoren, Medusen). — Und dennoch lehrt uns die Entwicklungsgeschichte der Gonangien zunächst von *Sertularia argentea*, der sich aber, wie wir sehen werden, alle untersuchten Sertulariden und Plumulariden sowie *Halecium* anschließen, daß die Auffassung ihres Gonangieninhalts in dem angegebenen Sinn eine irrige und nur daraus zu erklären ist, daß dessen Entwicklung sehr unvollkommen oder gar nicht untersucht wurde.

Nach der üblichen Terminologie würde das »Blastostyl« eines jeden älteren Gonangium von *Sertularia argentea* die Deckenplatte, die ganze Halsröhre und den Basalabschnitt des Gonanthen umfassen, während der gestielte Keimsack das medusoide »Gonophor« darstellte, das durch Knospung aus dem Blastostyl hervorginge. Nach Ausweis der geschilderten Entwicklungsgeschichte dieser Teile wird man jedoch jenes angebliche Gonophor auch bei weitherzigster Interpretation nicht als Knospe des Blastostyls bezeichnen können. Denn es wächst nicht in völlig indifferentem Zustande aus seinem Träger hervor, um seine besonderen Gewebe und Organe erst während seiner individuellen Existenz zu entwickeln, wie wir es an den knospenden Medusen und Gonanthen der Athecata sahen; vielmehr entwickelt und entfaltet jeder Keimsack von *Sertularia argentea* schon vor seiner Abschnürung, also während er noch ein integrierender Abschnitt des ganzen Gonanthen ist, alle besonderen Teile, die ihn später auszeichnen (eingebuchteter Entodermschlauch mit den Eizellen, Innen- und Außenectoderm) und zeigt nach der Abschnürung keine andre Veränderung, als die durch die wachsenden Eizellen bedingte Vergrößerung.

Die angeblichen Gonophoren oder die gestielten Keimsäcke von *Sertularia argentea* entstehen daher nicht als Knospen, sondern je als integrierender und Hauptabschnitt des ursprünglichen und ungeteilten Weichkörpers des Gonangium oder eben des Gonanthen, und erhalten eine gewisse Selbständigkeit erst durch eine relativ späte Abschnürung von der andern Gonanthenhälfte. Folgerichtig ist denn auch die längste Zeit der ganze einheitliche Gonanth das eigentliche Geschlechtsindividuum, dessen nach der Abschnürung des Keimsacks zurückbleibender Rest oder das sogenannte Blastostyl überhaupt kein wirklich selbständiges Individuum darstellt.

Infolge dieser Feststellungen erhalten auch die Fragen nach dem polypoiden oder medusoiden Charakter der besprochenen Teile andern Sinn und andre Richtung. Statt irgendwelche Wahrscheinlichkeitsgründe dafür zu suchen, daß der, den bereits gestielten Keimsack tragende reduzierte Gonanthenrest ein polypoides Individuum (Blastostyl) sei, können wir jetzt vielmehr nur fragen, ob das einzige unzweifelhafte Individuum des Gonangium, nämlich der ungeteilte Gonanth, etwa ein modifizierter Polyp ist. Und dies glaube ich bestätigen zu können, aber gar nicht nur auf Grund allgemeiner Erwägungen oder wegen der obenerwähnten Befunde an *Halecium*, sondern ganz besonders auf Grund einer Beobachtung an *Sertularia argentea* selbst.

An meinem einzigen Stöckchen fand ich zufälligerweise — und dies mag sich nicht selten wiederholen — in der Reihe von Gonangien, wo sonst keine Hydranthen vorkommen, doch einen solchen, aber mit bemerkenswerten Abweichungen von den normalen, an den Seiten des Stammes sitzenden Hydranthen (Fig. 218, 219). Er war erstens merklich größer als die letzteren und seine Hydrotheca nicht mit dem Stamm seitlich verwachsen, sondern bis zum kurzen Stiele ganz frei; ferner war sein Tentakelkranz schwach entwickelt, und in seinem Darmraum befanden sich einige unverkennbare Eizellen. Mit einem Wort: dieses merkwürdige Individuum war durch seinen Ursprungsort zum Gonangium bestimmt, erreichte auch in einigen Stücken dessen Bildung, um in der Hauptsache doch zu einem Hydranthen auszuwachsen. Mag dieser Befund auch nur eine Ausnahme sein, so beweist er immerhin, wie mir scheint, unmittelbar, daß die jungen, ungeteilten Gonanthen von *Sertularia argentea* umgewandelte Hydranthen sind.

Die Betrachtung desselben Hydranthen zeigt uns aber noch eine Eigentümlichkeit, die, so weit ich sehe, bisher nirgends beachtet worden ist, obgleich sie sich bei allen normalen Hydranthen von *Sertularia argentea*, sowie überhaupt aller Sertulariden und Plumulariden wiederholt. Ich meine die bruchsackähnliche Ausstülpung der unteren Hälfte des Hydranthenköpfchens, die sich auf derselben vom Stamm abgewendeten Seite befindet, wo bei den Gonanthen der Keimsack sich abzuschnüren beginnt (Bauchseite s. o.). Die Übereinstimmung beider Teile, des Bruchsacks des Hydranthen und des sich eben abschnürenden Keimsacks der Gonanthen, ist so vollständig, daß, nachdem die Identität dieser beiderlei Individuen im ganzen eben nachgewiesen worden ist, an der echten Homologie jener ihrer Säcke nicht zu zweifeln ist (Fig. 205, 218). Natürlich ist dann der Bruchsack der Hydranthen als der älteren Formen durch Vererbung in den Keimsack der Gonanthen übergegangen, und folglich der letztere ein polypoides Organ, das sich äußerlich nur durch eine weiter fortschreitende Abschnürung, bedeutsamer jedoch durch seine neuerworbene Funktion als Reifungsstätte sich von seiner Ausgangsform, dem Bruchsack des Hydranthen unterscheidet.

Doch bleibt hier, um jedem Einwande zu begegnen, noch ein Punkt aufzuklären übrig. Der beschriebene Bruchsack der Hydranthen zeigt sich, wie man sieht, an den in ihrer Hydrotheca ruhenden Individuen; man könnte daher vermuten, daß jener Sack keine dauernde Bildung, sondern nur der Ausdruck einer vorübergehenden starken Zusammenziehung des Hydranthen sei. Und in der Tat sehe ich einen starken Rückziehmuskel aus dem Grunde der vom Sack gebildeten Bucht schräg hinab zur Hydrotheca ziehen, sowie auch die ebenso gebauten Hydranthen von *Sertularella* nach meiner Beobachtung bei vollständiger Streckung und verdoppelter Länge den Sack ganz ausgleichen. Nun kann man es dahingestellt sein lassen, ob dieser letztere Zustand ohne weiteres als der normale zu bezeichnen ist oder nicht; denn entscheidend scheint mir die Entwicklung des Sackes zu sein.

Die Hydranthenknospe beginnt genau wie der knospende Gonanth als eine distal verbreiterte und am Ende abgestutzte Ausstülpung, die in der Hydrotheca noch vollständig eingeschlossen ist (Fig. 220). Sobald die ersten Andeutungen der Tentakel im Umkreise der Decke auftreten, erscheint auch schon die Anlage des Bruchsacks, obgleich von einer Zusammenziehung des unfertigen, den Rückziehmuskel noch entbehrenden Hydranthen nicht die Rede sein kann (Fig. 221). Mag also auch der Bruchsack unsrer Hydranthen ursprünglich im Zusammenhang mit ihrer bedeutenden Contractionsfähigkeit entstanden sein, so zeigt er sich gegenwärtig als eine dauernde Formbildung derselben, die, worauf es doch zunächst allein ankommt, auf die Gonanthen vererbt werden konnte.

Der Keimsack der Gonanthen von *Sertularia argentea* ist also nicht nur kein Knospungsprodukt (S. 123), sondern erweist sich schlechtweg als ein von den Hydranthen ererbtes polypoides Organ, ohne eigne genetische oder physiologische Individualität. Dadurch gewinnt aber die Auffassung des ganzen Gonanthen samt dem Keimsack als eines einzigen polypoiden Geschlechtsindividuums und folglich eines Homologons der Gonanthen der Athecata eine neue Stütze. Man kann dies auch so ausdrücken: das Gonangium von *Sertularia* und jedes ähnliche Gonangium ist den Gonanthen der Athecata homolog. Denn daß die Gonotheca dem Periderm der letztgenannten Gonanthen gleichwertig ist, bedarf keines Beweises.

Nunmehr erledigt sich aber auch die weitere Frage nach der medusoiden Natur des Keimsacks in sehr einfacher Weise. Die Ansicht, daß er eine rückgebildete Meduse sein könnte, hat jetzt aus der Diskussion überhaupt auszuscheiden. Denn mag eine durch Knospung entstandene vollkommene Hydromeduse durch andauernde Rückbildung nicht nur sessil werden, wie etwa bei *Tubularia*, sondern auch dem Zustande jenes Keimsacks sich noch so sehr nähern, so kann doch von ihrer Verwandlung in den letzteren, nachdem er sich als ein von den ältesten Individualformen der Hydropolypen, nämlich den Hydranthen ererbtes Organ erwiesen hat, natürlich nicht mehr die Rede sein. Dagegen wäre es umgekehrt denkbar, daß derselbe Keimsack allmählich zu einer medusoiden Bildung gelangte. Nun fehlt aber in ihm jede wirkliche Medusenähnlichkeit, wozu doch wenigstens die Bestandteile einer Umbrella vorhanden sein müßten. Weder anfangs noch später finden sich Spuren der Radialschläuche oder selbst einer Entodermlamelle; und die Ähnlichkeit in der Anlage des Innenectoderms und eines Glockenkerns hat genau dieselbe Bedeutung wie bei *Hydractinia* (S. 77): man kann ihre Homologie ganz im allgemeinen zugeben, ohne daß dadurch ein unmittelbarer und bestimmt gerichteter Zusammenhang zwischen den beiden ganzen Formen erwiesen wäre. Innenectoderm und Glockenkern verhalten sich in diesem Fall ungefähr so zueinander wie das Mesoderm vieler Bilateralien, dessen allgemeine Homologie niemand leugnen, aber ebensowenig ohne weiteres als Beweis einer ganz bestimmten Descendenz ansehen wird.

Die Keimsäcke von *Sertularia argentea* enthalten keinerlei Merkmale wirklicher Medusen; sie von solchen abzuleiten ist vollends ausgeschlossen.

Kann nun aber das, was für *Sertularia argentea* gilt, ohne weiteres auf *Sertularia pumila*, das mir aus eigner Anschauung nicht bekannte Untersuchungsobjekt der früheren Beobachter, übertragen werden, bloß deshalb, weil ich meine durchaus abweichenden Befunde an *Sertularia argentea* mit aller Bestimmtheit glaube vertreten zu können? — Da es sich schon gezeigt hat und noch zeigen wird, wie verschieden die Entwicklung der Geschlechtsindividuen auch innerhalb relativ enger Grenzen der Hydropolypen verlaufen kann (vgl. *Syncoryne* — *Coryne*), so würde ich es nicht von vornherein für unmöglich halten, daß *Sertularia pumila*, entsprechend jenen schon aufgezählten älteren Angaben, in der ganzen Bildung und Entwicklung der Gonangien gewissermaßen grundsätzlich von jener andern Art derselben Gattung, *Sertularia argentea*, abwiche — falls diese Angaben sich als begründete darstellten.

Für Agassiz (Nr. 1, S. 329) und noch mehr für Allman (Nr. 3, S. 47) gilt es auch ohne Untersuchung der Entwicklung der Gonangien aller Thecaphora für selbstverständlich, daß sie ein polypoides Blastostyl mit daraus hervorknospenden medusoiden Gonophoren oder Medusen enthielten; auf diese nicht weiter begründete Annahme brauche ich also nicht einzugehen. Auch für Weismann stand es von vornherein fest, daß alle in Gonangien vorkommenden Gonophoren »durch Knospung« entständen (Nr. 70, S. 14); den medusoiden Charakter dieser Knospen suchte er dagegen aus ihrem Bau oder ihren Verwandtschaftsbeziehungen im einzelnen nachzuweisen, allerdings wie immer ohne sonderliche Berücksichtigung ihrer Entwicklung.

Bezüglich des ersten Punktes verweist Weismann zum Beweise dafür, daß das erste Gonophor von *Sertularia pumila* »ganz unten am Blastostyl hervorsproßt«, ausschließlich auf ein von ihm abgebildetes älteres Gonangium mit fertig gestieltem Keimsack (Nr. 70, S. 169), dessen wirkliche Entstehung zu prüfen offenbar für überflüssig galt, da seine Homologie mit den in der gleichen Lage befindlichen Medusenknospen von *Obelia* usw. auf der Hand lag. Es liegt hier jedoch dieselbe Verwechslung vor wie hinsichtlich des Innenectoderms und des Glockenkerns, deren allgemeine Homologie irrigerweise für eine specielle Identität gehalten wurde (S. 126). So erkenne auch ich die allgemeine Homologie des Keimsacks aller Sertularien mit den Medusenknospen der Campanulariden an, was mich aber nicht hindert, die »Knospung« jenes Organs zunächst bei *Sertularia argentea* auf Grund seiner Entwicklungsgeschichte zu bestreiten. Das von WEISMANN angeführte Gonangium von *Sertularia pumila* gleicht eben in allen Stücken den ebenso alten Gonangien von *Sertularia argentea*, deren Keimsack erwiesenermaßen keine Knospe, sondern nur ein abgeschnürter Teil des ursprünglichen Gonanthen ist; daher ist der Analogieschluß auf eine gleiche Entwicklung der andern Art derselben Gattung, *Sertularia pumila*, sicherer als der Vergleich zwischen Campanulariden und Sertulariden. Und dies um so mehr, als ich die von mir beschriebene Abschnürung der Keimsäcke von *Sertularia argentea* auch bei *Diphasia*, *Plumularia*, *Aglaophenia*, *Antennularia*, *Halecium* unmittelbar bestätigt fand, obgleich WEISMANN auch für die meisten dieser Gattungen eine »Ausstülpung« der Keimsäcke angibt (s. u.)[1].

Es bleibt noch der angeblich medusoide Bau der Keimsäcke von *Sertularia pumila* zu prüfen übrig. Auch in dieser Beziehung stützt sich WEISMANN ausschließlich auf den Zustand der von ihm beobachteten älteren Gonangien, und findet dort vor allem die vielgenannte »Entodermlamelle«, die mit der Basis des Entodermschlauchs (Spadix W.) zusammenhängen sollte, nach außen von ihr eine Ectodermschicht (Exumbrellarepithel), nach innen zwei solche Schichten (Subumbrellarepithel, Überzug des Manubrium). — Ich kann mich hier kurz fassen. Denn jene umbrellare Entodermlamelle hat sich überall, wo sie angeblich gesehen wurde, bei den Athecata wie bei den Tecaphora, bei Medusen, Gonanthen und Keimsäcken, als Täuschung ergeben, wäre also, selbst ihre Existenz bei *Sertularia pumila* vorausgesetzt, von gar keiner Bedeutung für den medusoiden Bau der Keimsäcke. Worauf soll ferner die Deutung des Spadix und der Ectodermschichten beruhen, über deren Entstehung wir nichts erfahren und die selbst im Zusammenhange mit einem glockenkernähnlichen Innenectoderm, aber in Abwesenheit von Radialschläuchen, ebensowenig wie bei *Hydractinia, Clava* und *Sertularia argentea* die Lagebeziehungen der eine Glockenhöhle auskleidenden Epithelien aufweisen, also auch nicht deren Homologa sein können? —

---

[1] Auch die Teile eines schon mit einer Acrocyste versehenen Gonangium von *Sertularia pumila* (Nr. 70, Taf. IX, Fig. 8) hat WEISMANN mehr nach allgemeinen Erwägungen als nach einer direkten Beobachtung der Entwicklung gedeutet, da er eingestandenermaßen die Entstehung der Acrocyste und somit die gleichzeitigen Vorgänge am Gonanthen und dem Keimsack nicht kannte (S. 118). Ich verzichte aber auf eine Kritik der nach meiner Ansicht irrigen Deutung, da das nach einem optischen Durchschnitt angefertigte Bild den Zusammenhang der Teile vielfach nur mehr vermuten als klar erkennen läßt.

Die von Weismann vorgebrachten Argumente für den Medusenbau der Keimsäcke von *Sertularia pumila* erweisen sich also als völlig unzureichend. Und nur unter der Voraussetzung, daß das Innenectoderm dieser Art ebenso entsteht wie dasjenige von *Sertularia argentea* — was ich für wahrscheinlich halte — bleibt für den Vergleich ihrer Keimsäcke mit Medusen der gleiche Ursprung jenes Innenectoderms und der Glockenkerne, aber ohne alle specielle Homologien übrig.

16. Diphasia fallax und D. rosacea (Taf. X).

Über die großen und schönen Gonangien dieser Sertulariden findet sich nur bei Allman einiges Wenige angemerkt (Nr. 3, S. 50, 51). Er beschreibt die Gonotheca von *Diphasia* (*Sertularia*) *rosacea* mit ihren acht Längsrippen, die am distalen Ende in ebenso viele Hörner auslaufen, und gibt ferner an, daß das Blastostyl Gonophorenknospen erzeuge und vom Rande seiner Deckenplatte Fortsätze des Ecto- und Entoderms in jene Hörner der Gonotheca entsende, während die Gonotheca über der Mitte der Deckenplatte offen sei. Die einwärts gebogenen Hörner bilden einen Brutraum für die austretenden Eier.

Ich habe die Gonangien der beiden oben genannten Arten, *Diphasia fallax* und *Diphasia rosacea* im ganzen übereinstimmend gefunden; selbst der Unterschied, daß *Diphasia fallax* an der Gonotheca nur vier Rippen und Hörner besitzt, wird dadurch vermindert, daß die Hörner bei dieser Art gelegentlich gespalten sind, also zur Achtteilung hinüberführen. Da ich aber die Entwicklung der Gonangien von *Diphasia fallax* vollständiger verfolgen konnte, halte ich mich in der folgenden Darstellung vorherrschend an diese Art.

Die jüngsten beobachteten Gonangien von *Diphasia fallax* — es waren weibliche — besaßen noch keine Hörner, waren also einfach konisch oder in Anbetracht der Längsrippen pyramidenförmig und am Scheitel völlig geschlossen (Fig. 222). Der gleichmäßig schlauchförmige

Gonanth steht von der Gonotheca größtenteils weit ab und läuft ohne scharfe Grenzen in eine breite Deckenplatte aus. Seine Wand besteht nur aus einem einfachen Ectoderm und dem von zahlreichen Eizellen durchsetzten Entoderm. Die Keimstätte dieser Eizellen ist das Entoderm des Stammes, von wo sie in die Gonanthen einwandern; sie ragen nach außen über die Fläche des Entoderms nicht vor, buchten es dagegen nach innen ein, so daß sie in tiefen Nischen desselben liegen. Daß die Spermatoblasten dieselbe Keimstätte haben wie die Eizellen, kann ich nicht bestimmt behaupten, da ich keine männlichen Stöcke besaß, sondern nur einzelne ältere männliche Gonangien untersuchen konnte, die an den weiblichen Stöcken vorkommen (s. u.). Übrigens beschränken sich die Geschlechtsunterschiede der Gonangien von *Diphasia* darauf, daß die Gonotheca der männlichen Individuen etwas kleiner und einfacher gebaut ist als diejenige der weiblichen Individuen und daß der Entodermschlauch des männlichen Gonanthen, da er nicht durch Eizellen eingebuchtet wird, gerade, röhrenförmig bleibt.

Die nächstälteren weiblichen Gonangien meiner *Diphasia*-Stöckchen hatten schon die beschriebenen Hörner mit den Fortsätzen der Deckenplatte entwickelt und auch am Gonanthen Veränderungen erfahren (Fig. 223). Sein Mittelteil, in dem sich die Eizellen angesammelt haben und ansehnlich gewachsen sind, beginnt nach der künftigen Bauchseite hin zu schwellen, wodurch zwischen ihm oder dem Keimsack und der Deckenplatte eine Einschnürung entsteht, die jedoch niemals zu einem röhrenförmigen freien Halse auswächst. Der Basalabschnitt der Gonanthen ist ein gleichmäßig weiter Schlauch mit verhältnismäßig dünner Wand, da die darin eingeschlossenen Eizellen klein bleiben (vgl. Fig. 224, 226). — Der Scheitel der Gonotheca öffnet sich allerdings ziemlich frühe aber nicht ohne weiteres in der ebenen Fläche; vielmehr wird diese Öffnung durch eine besondere Umbildung des darunter befindlichen Ectoderms eingeleitet (Fig. 228). Es verdickt sich nämlich in der Mitte zu einem vorspringenden Zapfen und rundherum zu einem ihn umgebenden Ringwall, welchen Erhebungen die Gonotheca sich anschließt. An der cuticularen Kuppe, die infolgedessen den Zapfen überzieht, löst sich alsdann die Decke auf, wodurch die erstere in einen offenen Cylinder verwandelt wird, der jedoch bis zum Austritt der Eier vom Ectodermzapfen ausgefüllt bleibt.

Am Keimsack derselben Gonanthen (Fig. 223) ist auch schon ein Innenectoderm vorhanden, das ebenso wie bei *Sertularia* als ein mehr oder weniger lockeres Füllgewebe die Eizellen allmählich vollkommen umwächst, aber in andrer Art als dort entsteht. Es entspringt weder an einer eng umschriebenen Stelle des Keimsacks, noch zeigt es jemals, so weit ich sehe, eine Spaltung in zwei Schichten; vielmehr löst es sich gleichzeitig im ganzen Umfange des Keimsackes, bis auf einen dorsalen Längsstreifen als eine zusammenhängende Schicht vom Ectoderm ab, um dann die unbeweglich ruhenden Eizellen zu umspinnen und so vom Entoderm zu trennen (Fig. 224, 229). Eine aktive Auswanderung der Eizellen aus dem Entoderm findet dabei nicht statt; und auch später gelangen sie nur dadurch aus dem Bereich des Entoderms ganz heraus, daß die zwischen ihnen liegenden Entodermfalten wie bei *Sertularia* sich allmählich nach innen zurückziehen, und die Eizellen mit dem sie umhüllenden Füllgewebe alsdann wie eine besondere Schicht über dem unregelmäßig verbogenen Entodermschlauch liegen (Fig. 224—227).

Nach seinem ersten Erscheinen fehlt also dem Innenectoderm von *Diphasia* jede Ähnlichkeit mit einem Glockenkern, die bei dem Innenectoderm von *Sertularia* zweifellos vorhanden ist, während es nach dem ectodermalen Ursprung überhaupt und nach seinen späteren Schicksalen als Lager der Keimzellen mit dem Innenectoderm von *Sertularia* durchaus übereinstimmt. Beide verhalten sich zueinander ähnlich wie das Innenectoderm von *Cordylophora* und von *Hydractinia*.

Mit der Ablösung des einschichtigen Innenectoderms hat die Differenzierung des Ectoderms von *Diphasia* ihr Ende erreicht. Eine Tunica entwickelt sich dort nicht, wenngleich das Außenectoderm sich an vielen Stellen verdickt und stark auflockert, ähnlich wie vor der Sonderung eines Mantels. Einige spärliche Verbindungsfäden zwischen dem Außenectoderm und der Gonotheca kommen hier natürlich nicht in Betracht.

In den bisher besprochenen jüngeren Gonangien von *Diphasia* (Fig. 223) hatte eine Abschnürung des Keimsacks noch nicht begonnen, und der letztere war einfach der mittlere und Hauptabschnitt des Gonanthen geblieben. Erst in den weiter vorgeschrittenen Gonangien findet sich in der Regel eine Abschnürung des Keimsacks, doch in etwas andrer Weise als bei *Sertularia.* Der Entodermschlauch zeigt freilich dasselbe Bild wie dort, denn seine Hauptmasse schnürt sich von einer dorsalen Halsröhre und dem Basalabschnitt des Entoderms bis auf einen stielförmigen Zusammenhang ab (Fig. 225). Nach dieser Ablösung der entodermalen Halsröhre von dem Keimsackentoderm fließen in dem Zwischenraum zwischen ihnen beide Ränder des Innenectoderms, die längs derselben dorsalen Mittellinie auseinanderklaffen (Fig. 229), nunmehr zusammen, und die Halsröhre rückt ganz ins Außenectoderm hinein, das abwärts in das einfache Ectoderm des Basalabschnitts übergeht (Fig. 225, 227). Dagegen senkt sich die Außenfläche des Außenectoderms nirgends um den Keimsack so ein, daß er als freier Anhang des übrigen Gonanthen (Halsröhre und Basalabschnitt) erschiene; die Abschnürung beschränkt sich also auf die inneren Teile des Gonanthen, so daß das Ectoderm äußerlich nach wie vor mit glatter Fläche von der Deckenplatte zum Keimsack und von diesem zum Basalabschnitt hinzieht.

Neben solchen Gonangien traf ich aber einige, deren Keimsack sich anders verhielt. Die Fig. 226 zeigt einen Gonanthen, dessen Keimsack nur von oben her auf eine gewisse Strecke von einer Halsröhre abgeschnürt war, in seiner größeren unteren Hälfte aber noch gerade so wie in den jüngeren Gonangien sich als ein einfacher Abschnitt des ursprünglichen, ununterbrochen in den Basalabschnitt übergehenden Gonanthen darstellt. Daß es sich aber dabei nicht etwa nur um den Anfang einer vollständigen Abschnürung, sondern um den definitiven Zustand des Keimsacks handelt, entnehme ich daraus, daß in diesem Gonangium der gleich zu beschreibende Austritt der Eier aus dem Keimsack bereits vorbereitet, nämlich die Deckenplatte schon durchbohrt war.

Eine solche Unterbrechung der Abschnürung wird dadurch noch wahrscheinlicher, daß die letztere bei *Diphasia* auch ganz unterbleiben kann, wie es die Fig. 224 erläutert. In diesem der Reife entgegengehenden Gonanthen ist der Keimsack noch völlig intakt im ursprünglichen Zustande erhalten geblieben, dagegen der Zusammenhang seines Entodermschlauchs mit demjenigen der Deckenplatte aufgehoben, und zwar nach Ausweis der folgenden Durchschnitte dadurch, daß das Verbindungsstück, die frühere entodermale Halsröhre, an Ort und Stelle schrumpft und schwindet. Infolgedessen wäre eine Abschnürung des Keimsacks so wie sie sonst vorkommt, nun nicht mehr möglich, und er bleibt bis zuletzt das, was er anfangs war, der ganze mittlere Abschnitt des Gonanthen zwischen Hals und Basalabschnitt.

Die zwei zuletzt beschriebenen Typen der ausgebildeten Gonanthen von *Diphasia* sind nach meiner Erfahrung zwar Ausnahmen von der regelmäßigen vollständigen Abschnürung des Entodermschlauchs, aber doch nicht gerade selten. In solchen Fällen pflegt man den geringeren Ausbildungsgrad einer Erscheinung schlechtweg als Rückbildung zu bezeichnen; es fragt sich nur, ob dies im vorliegenden Fall auf die verschiedenen Keimsäcke von *Diphasia* anwendbar ist. — Vor allem stelle ich fest, daß die drei beschriebenen Typen dieser Gonanthen, wenn man von der Abschnürung ihres Keimsackentoderms absieht, nach Zusammensetzung, Funktion und letzten Schicksalen durchaus identisch sind, und daß daher an den halb oder gar nicht abgeschnürten Keimsäcken sich keinerlei wirkliche Rückbildung zeigt. Es handelt sich also lediglich darum, ob die drei vorliegenden Entwicklungsstufen des Keimsackentoderms: ganz ohne Abschnürung (*a*), halb abgeschnürt (*b*) und gestielt (*c*) als eine fortschreitende Reihe *a b c*, oder umgekehrt *a* und *b* als Hemmungsbildungen des früheren Zustandes *c* aufzufassen sind (*c b a*).

Solange man über die vorliegenden Tatsachen nicht hinausgeht, ist die Entscheidung jener Frage, wie eine einfache Überlegung lehrt, ziemlich gleichgültig. Denn entweder ist die Reihe eine fortschreitende (*a b c*), dann bedeuten die Ausnahmen *a* und *b* die Reste früherer Zustände und daß die Abschnürung sich erst allmählich an einem ungeteilten, nur mit einem Bruchsack versehenen Gonanthen entwickelte. Oder es besteht die rückschreitende Reihe (*c b a*) zu Recht, und dann würden die Hemmungsbildungen *a* und *b* die *c* vorausgegangenen Stadien widerspiegeln und so die Formenreihe *a b c* als die phyletisch älteste bestätigen. Es kann also kaum zweifelhaft sein, daß den heutigen *Diphasien* mit regelmäßig gestieltem Keimsackentoderm solche mit völlig ungeteilten Gonanthen vorausgingen, — wenn nicht etwa andre gewichtige Gründe dafür sprächen, daß die abgeschnürten Keimsäcke von *Diphasia* wirklich rückgebildete Medusenknospen seien.

Allman, der bisher allein etwas über *Diphasia* vorgebracht hat, hielt es ohne weitere Begründung für selbstverständlich, daß die gestielten Keimsäcke dieser Gattung wie alle Anhangsgebilde der in Gonangien befindlichen Blastostyle der Thecaphora mehr oder weniger rückgebildete Medusenknospen seien. Dabei bezeichnete er die äußere Hülle des Keimsacks, die ich schlechtweg Ectoderm oder Außenectoderm nenne, als »gubernacular membrane«, d. h. ebenso wie die Tunica in andern Gonangien (Nr. 3, S. 50, 51, 57, Textfig. 22, 24, 28), und hält sie offenbar für eine nebensächliche Bildung, da bei ihm nur die innerhalb derselben gelegene Masse »Gonophor« heißt. Nun brauche ich mich dabei nicht aufzuhalten, daß die Bestandteile dieses »Gonophors«, nämlich der Entodermschlauch und das die Eizellen umschließende ungeschichtete Innenectoderm keinen Medusenbau aufweisen, selbst nicht unter Hinzunahme der vermeintlichen Tunica oder des eigentlichen, ursprünglichen Ectoderms. Die Keimsäcke von *Diphasia* entbehren jede Spur eines Medusenbaues. Dagegen wäre über die angebliche Knospennatur des gestielten Keimsacks doch noch etwas zu sagen.

Wie ich schon im vorigen Kapitel ausführte, ist der innerhalb der Mantelhöhle vollkommen freie gestielte Keimsack von *Sertularia argentea* in keiner Weise mit einer Knospe zu vergleichen. Und ich will hier gleich hinzufügen, daß keine der von mir untersuchten Sertulariden und Plumulariden einen irgendwie weiter entwickelten Keimsack als *Sertularia* besitzt. Was nun diese letztere Gattung lehrt, gilt für *Diphasia* in verstärktem Maße. Ihr Keimsack enthält schon vor dem Beginn der Abschnürung, also als integrierender Teil des ursprünglichen Gonanthen die ganze ihm zukommende Organisation, und kann ferner auch, sobald die Abschnürung teilweise oder ganz unterbleibt, ebenso wie ein gestielter Keimsack seine Eier zur Reife bringen und in den äußeren Brutraum übertreten lassen. Es wird also durch die Abschnürung weder seine Leistung vervollkommnet, noch seine ganze Organisation, seine morphologische Bedeutung irgendwie abgeändert: ist er als integrierender Teil des Gonanthen keine Knospe desselben, so kann er bloß durch die Abschnürung nicht in eine solche verwandelt werden.

Aber noch mehr. Die in Rede stehende Abschnürung betrifft, wie sich gezeigt hat, überhaupt nicht den ganzen ursprünglichen Keimsack, sondern nur seinen Entodermschlauch, dem sich Eizellen und Innenectoderm anschließen, während das an der Außenseite zurückbleibende Ectoderm sich in keiner Weise verändert und nach wie vor einen ungeteilten Gonanthen überzieht. Der in dieser Art abgeschnürte oder gestielte Keimsack von *Diphasia* ist also überhaupt kein frei nach außen hervortretender Anhang des Gonanthen, sondern nur eine innere Bildung desselben, die deshalb nicht einmal äußerlich einer wirklichen Knospe gleicht. Wollte man sie aber »innere Knospe« nennen, so wäre dies nur ein Versuch, eine tatsächliche Incongruenz durch eine täuschende Phrase zu verdecken. Es ergibt sich also: Der Keimsack von *Diphasia rosacea* und *Diphasia fallax* ist überhaupt kein freies Anhangsgebilde des Gonanthen und weder äußerlich noch nach der inneren Bildung jemals mit einer Knospe vergleichbar.

Nach dieser Feststellung ist jeder Zweifel daran beseitigt, daß, wie es schon ausgeführt wurde, der Keimsack von *Diphasia* ursprünglich ein integrierender Bestandteil des ungeteilten Gonanthen war, sowie er es jetzt noch ausnahmsweise ist, und daß sein gegenwärtig regelmäßiger Zustand, mit einem halbwegs oder ganz abgeschnürten

Entodermschlauch nur die ersten Stadien einer vollkommenen Abschnürung darstellt, wie sie bei *Sertularia* die Regel ist[1].

Allman hat für *Diphasia rosacea* angegeben, daß nach dem ersten Keimsack noch andre am Basalabschnitt des Gonanthen auftreten (a. a. O.). Ich habe dies kein einziges Mal, auch nicht bei *Diphasia fallax* beobachtet, womit ich aber die obige, durch überzeugende Abbildungen gestützte Angabe natürlich nicht in Abrede stellen will. Nur müßte alsdann der Basalabschnitt anders gebildet sein als ich ihn fand, nämlich mehr und größere Eizellen enthalten. An meinen Exemplaren von *Diphasia* war er nach dem Austritt der Eier aus dem einzigen Keimsack nebst dem letzteren der Auflösung anheimgefallen.

Über den Austritt der Eier in den von den Hörnern oder Armen der Gonotheca gebildeten Brutraum habe ich folgendes beobachtet. Sobald die Deckenplatte sich zurückzubilden anfängt, verschwindet zunächst das Centrum ihres Entodermschlauchs, der also ringförmig wird und in diesem Zustande sich bis zuletzt erhält (Fig. 224—226). Innerhalb dieses Ringes verlötet das Ectoderm der Deckenplatte, bzw. dessen Zapfen mit dem hügelig vorragenden Scheitel des Keimsacks; und dort sehe ich die reifen Eier durch den Entodermring und den Zapfen austreten, nachdem das Entoderm des Keimsacks sich zurückgezogen hat und das die Eier umhüllende Füllgewebe in Auflösung begriffen ist. Der Unterschied von *Diphasia* und *Sertularia* bei diesem Vorgange hängt wohl wesentlich damit zusammen, daß die Gonangien der letzteren Gattung eine Gallerte erzeugen, die vor den Eiern heraustritt und ihnen den Weg gewissermaßen eröffnet.

Schließlich erwähne ich noch eine Eigentümlichkeit der männlichen Gonangien von *Diphasia*. Schon Hincks hat an seinem Stock von *Diphasia fallax* die oberen Zweige mit weiblichen, die unteren mit männlichen Gonangien besetzt gefunden (Nr. 45, S. 251); ich habe ähnliches mit einer interessanten Variante gesehen. Das mir vorliegende Stöckchen war ein durchaus weibliches, mit nur ganz wenigen männlichen Gonangien, die verstreut, aber stets dicht unter je einem weiblichen Gonangium saßen. Der männliche Keimsack und der zugehörige Basalabschnitt enthielten im Entoderm neben den Spermatoblasten oder dem Sperma junge Eizellen, die also aus dem Stamm ohne Wahl dort eingewandert waren, weil nicht ein »Instinkt« sie zum einzig richtigen Ziel, nämlich in ein weibliches Gonangium lenkte, sondern weil ihre

---

[1] Nach einer Abbildung von Allman (Nr. 3, S. 53, Fig. 26) ist es nicht unmöglich, daß *Diphasia tamarisca* mehr mit *Sertularia argentea* als mit den andern Diphasien übereinstimmt.

Ortsveränderung oder wenigstens die Richtung derselben offenbar nur von mechanischen Wachstumsmomenten abhängig ist, die sie in jenen Fällen ebenso in die männlichen wie in die benachbarten weiblichen Gonangien führte.

17. Sertularella polyzonias (Taf. XI).

Der Inhalt der Gonangien dieses Polypen ist nach Weismann (Nr. 70, S. 165—168) ein röhrenförmiges Blastostyl mit der bekannten Deckenplatte, das jedoch keine Gonophoren erzeugt, sondern selbst die Keimzellen zur Reife bringt. Die letzteren, und zwar sowohl Eizellen wie Samenzellen, entstehen im Entoderm des Stammes und der Äste, wandern in derselben Körperschicht ins Blastostyl ein und bleiben innerhalb der ursprünglichen Grenzlamelle, d. h. auf deren entodermaler Seite liegen, werden jedoch durch eine neugebildete Grenzlamelle auch gegen das Entoderm abgegrenzt. In der Hodenmasse unterscheidet Weismann die kugligen Spermatoblastennester von einem zwischen ihnen befindlichen kleinzelligen Stroma, dessen Herkunft nicht erwähnt wird; im Ovarium sollen die Entodermzellen eine Art von Stroma für die Eizellen darstellen, zugleich aber zwischen den letzteren besondere Zellen vorkommen, in denen Weismann pflanzliche Parasiten vermutet.

Zur Reifezeit rückt das Ovarium an die Spitze des Gonangium, worauf die reifen Eier austreten und von einer gallertigen Masse (Acrocyste) umschlossen werden. Dieser Vorgang wiederholt sich mehrere Male.

Die Gonangien von *Sertularella polyzonias*, die den Zweigen und Ästen des Stockes ebenso ansitzen wie die Gonangien von *Sertularia*, sind anfangs nahezu kegelförmig, später durch Streckung und Anschwellung des Mittelteils spindelförmig; alsdann ist auch ihre Gonotheca durch zahlreiche quere Einschnürungen scharf geringelt.

Die männlichen Gonangien. In den jüngsten, ganz niedrig kegelförmigen Gonangien sind die Gonanthen ähnlich gebildet, liegen mit ihrer großen Deckenplatte der Gonotheca eng an, entfernen sich in ihrer unteren Hälfte sehr früh von derselben, um bloß durch zahlreiche ectodermale Stränge mit ihr in Verbindung zu bleiben (Fig. 235). Beide Körperschichten sind in der Deckenplatte dick und vacuolisiert; abwärts verdünnt sich namentlich das Ectoderm, schwillt aber am Stiel wieder unregelmäßig an.

Die merkwürdigste Erscheinung an diesen jungen Gonanthen ist eine Ausbuchtung des Entoderms auf der flach konkaven Seite der unteren, proximalen Hälfte. Sie liegt unter der glatt darüber hinziehenden Grenzlamelle, wölbt daher das Ectoderm nicht vor, sondern ist vielmehr durch eine ringförmig nach innen vorspringende Falte des Entoderms ringsum abgegrenzt und verengt deshalb an derselben Stelle den übrigen Entodermschlauch. In etwas älteren Gonanthen (Fig. 236) schnürt sie sich proximalwärts zu einem gestielten Sack ab, der in einer Nische des Entodermschlauchs ruht; von diesem Zeitpunkt ab schwindet jedoch die ganze Bildung spurlos, indem sie an dem sich streckenden Gonanthen, wie es scheint, mehr und mehr verstreicht und gewissermaßen in ihn zurücktritt. Ob sie ausnahmslos an allen Gonanthen vorkommt, ist schwer zu entscheiden, da sie dort, wo sie fehlt, entweder noch nicht entstanden oder schon verschwunden sein kann. Dagegen ist sie sicherlich keine bloße Ausnahme, da ich sie unter den relativ wenigen jungen männlichen Gonanthen, die mir zu Gesicht kamen, mehreremal antraf.

Es bedarf keiner weitern Auseinandersetzung, daß der eben beschriebene Anhang des Entodermschlauchs eine rudimentäre Wiederholung ist einerseits des Bruchsacks, den die Hydranthen von *Sertularella* genau in derselben Gestalt wie diejenigen von *Sertularia* besitzen, und anderseits des bei den Sertulariden und Plumulariden regelmäßig vorkommenden gestielten Keimsacks. Dabei kommt natürlich der gestielte Keimsack der Diphasien deshalb ganz besonders in Betracht, weil an ihm ebenso wie bei *Sertularella polyzonias* die Abschnürung nur das Entoderm betrifft. Das Neue bei *Sertularella* ist aber die vollständige Rückbildung des Keimsacks, so daß, wie es ja schon Weismann bekannt war, der Gonanth selbst zur Reifungsstätte wird. Wenn aber derselbe Beobachter hervorhebt, daß unter allen Sertulariden und Plumulariden *Sertularella* allein durch den Mangel an Gonophoren und deren Ersatz durch das Blastostyl selbst eine Ausnahme bilde (Nr. 70, S. 243), so bedarf dies jetzt einer gewissen Berichtigung. »Gonophoren« oder vielmehr gestielte Keimsäcke als Keimträger fehlen nicht nur bei *Sertularella*, sondern ausnahmsweise auch bei *Sertularia* (S. 121), häufiger bei *Diphasia* (S. 131) und ständig, wie wir sehen werden, bei *Plumularia setacea.* Dagegen kommt es nur bei *Sertularella* zu einer wirklichen und vollständigen Rückbildung des primären Keimsacks und zu seinem Ersatz durch eine Neubildung im Gonanthen, während er bei den andern Formen erhalten bleibt und nur seine Abschnürung unterbleibt, was, wie wir sahen, unter allen Umständen einen ursprünglichen Zustand bedeutet.

Durch die Rückbildung des gestielten Keimsacks von *Sertularella* wird übrigens keineswegs ein grundsätzlich neuer Zustand im Gonangium herbeigeführt, wie es geschähe, wenn der Keimsack eine wirkliche Knospe wäre und der Gonanth nun die ihm fremde Funktion der verschwundenen Knospe übernähme. Denn nachdem es sich gezeigt hat, daß der normale Keimsack der Sertulariden und Plumulariden mit allen seinen Einzelteilen schon vor der Abschnürung im Gonanthen existiert und nur einen Abschnitt desselben darstellt, ist bei allen diesen Formen der Gonanth selbst unter allen Umständen der eigentliche Keimträger, ob nun der dazu bestimmte Abschnitt, der Keimsack, sich abschnürte oder nicht, oder endlich in den geraden Schlauch des Gonanthen wieder zurücktritt wie bei *Sertularella*.

Während das Gonangium der männlichen *Sertularella* sich streckt, verändert sich sein Gonanth nur wenig und sehr allmählich (Fig. 237). Das breite distale Ende desselben zieht sich außerordentlich zusammen, so daß die definitive Deckenplatte nur einen kleinen Teil des Ganzen ausmacht; Hals, Keimsack und Basalabschnitt sind nicht scharf voneinander gesondert und bilden zuletzt insgesamt einen langen und schmächtigen geraden Schlauch, der nur in der Mitte eine mäßige Anschwellung zeigt und ziemlich genau in der Achse des sehr viel breiteren Gonangiums liegt. Seitliche strangförmige Ausläufer des Ectoderms befestigen ihn an die Gonotheca; sie ziehen in ansehnlicher Zahl ganz quer durch den freien Raum und enden an der Gonotheca in einer dünnen kontinuierlichen Zellschicht, die vielleicht mit einer Tunica vergleichbar ist. —

Das Entoderm bleibt im ganzen Schlauch ziemlich gleich dick; die runden Enden seiner Cylinderzellen schnüren sich vielfach ab und ballen sich in der Mitte der Lichtung zusammen. Der Inhalt der Zellen ist teils körnerreich, teils vacuolisiert, weshalb sie sich stellenweise nicht so deutlich abgrenzen, wie in den weiblichen Gonanthen. Doch läßt es sich leicht feststellen, daß sie bis zur ersten Anlage des Hodens nur eine einzige Lage bilden. Spermatoblasten habe ich im Entoderm solcher Gonanthen ebensowenig gesehen, wie in den Stämmen und Zweigen der Stöckchen. Sie entwickeln sich eben erst in den gesonderten Spermarien.

Die Hodenanlage tritt nicht gleich als eine kontinuierliche Zone zwischen Ecto- und Entoderm des Gonanthen auf, wie sie sich später darstellt, sondern besteht, wie ein Vergleich der Längs- und Querdurchschnitte beweist, zuerst aus getrennten Inseln, die allmählich zusammenfließen. Diese Inseln entstehen durch Abspaltung aus dem Entoderm, indem dessen Zellen im künftigen Bereich der Insel mehrkernig werden, und ihre kernhaltigen Basalhälften durch eine Grenzlamelle von dem übrigen Epithel getrennt werden (Fig. 239, 240). Die Größe der Inseln variiert außerordentlich, von dem Umfange ganz weniger Zellen bis zu großen Scheiben; gegen das übrige Entoderm springen sie in der Regel konvex vor, erscheinen daher als Ausschnitte, ohne daß ein merkliches Wachstum des Gewebes dabei mitspielt. Die Ränder der Inseln laufen meist scharf und oft so dünn aus, daß man durchaus den Eindruck erhält, daß sie sich zwischen dem Ectoderm und dem Entodermepithel vorschieben, bis sie mit den Rändern andrer derartiger Inseln zusammenstoßen und verschmelzen.

Von etwas längerer Dauer mögen diejenigen Unterbrechungen der Hodenanlage sein, die dadurch herbeigeführt werden, daß vorher stellenweise Verschmelzungen zwischen den beiden ursprünglichen Körperschichten, dem Ectoderm und dem ungeteilten Entoderm eintraten; diese Stellen korrespondieren mit den stärkeren Befestigungssträngen des Ectoderms und zeigen nach außen vorgezogene Zipfel des Entoderms, so daß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen den Verschmelzungen und den straff gespannten Ectodermsträngen sehr wahrscheinlich wird. Aber auch diese Unterbrechungen der Hodenanlage werden schließlich beseitigt und diese in eine kontinuierliche, röhrenförmige Schicht verwandelt.

Das Gewebe der jüngsten Hodenanlagen ist auch dasselbe, wie es aus der Abspaltung vom Entoderm hervorging: kleine vacuolisierte Zellen ohne bestimmte Form und Anordnung. Sehr bald vergrößern sich aber die Vacuolen, grenzen sich schärfer ab und verdrängen das kernhaltige Protoplasma in der Weise, daß es auf die Peripherie der Schicht und die engen Zwischenräume zwischen den zusammengedrängten Vacuolen beschränkt wird und dann ein zartes Netzwerk mit weiten Maschen darstellt (Fig. 240). Die Übereinstimmung dieser Gewebsbildung mit der Metamorphose des Innenectoderms von *Cordylophora* (S. 100) ist ganz unverkennbar. — Sobald die Inseln der Hodenanlage zu einer kontinuierlichen Zone zusammengeflossen sind (Fig. 238), entstehen in jenem Netzwerk zuerst in einzelnen Nestern, dann in zusammenhängender Masse die stark färbbaren Spermatoblasten, ohne daß ich die Einzelheiten ihrer Entwicklung näher verfolgen konnte. Da ich aber nirgends eine Einwanderung dieser Elemente aus dem anliegenden Ectoderm auch nur angedeutet sah, halte ich es für sicher, daß sie aus jenem entodermalen Netzwerk, in dem sie eingelagert sind, auch hervorgehen. Dies wird ganz wesentlich durch die Beobachtung bestätigt, daß bisweilen junge und vereinzelte Spermatoblasten im inneren Entodermepithel, dort, wo es mit der Hodenanlage noch zusammenhängt, vorkommen (Fig. 240).

Im ganzen genommen wiederholt sich bei der Hodenbildung von *Sertularella polyzonias* genau dasselbe, was auch bei *Coryne* geschieht: in beiden Fällen löst sich zuerst eine indifferente Zellschicht vom Entoderm ab, die sich dann in ein lockeres, weitmaschiges Füllgewebe und die darin eingelagerten Spermatoblasten differenziert. Dieses Füllgewebe des Spermarium ist also auch bei *Sertularella* ein Parentoderm, das jedoch nach seiner nicht lokalisierten, sondern weit ausgebreiteten Anlage eine größere Ähnlichkeit mit dem analogen Parectoderm von *Cordylophora* zeigt.

In den halbreifen männlichen Gonangien von *Sertularella polyzonias* hat die Hodenmasse zugenommen und erscheint durch die zusammengedrängten Spermatoblasten dunkel; doch sind darin die Vacuolen noch immer als kuglige wasserhelle Bläschen sichtbar. Je nach der Masse des Sperma ist das es tragende Parentoderm umfänglicher oder spärlicher vorhanden.

Die weiblichen Gonangien. Ich habe nur zwei mittlere Entwicklungsstufen derselben mit einfachen, ungeteilten Gonanthen untersuchen können; es liegt aber kein Grund vor, anzunehmen, daß diese letzteren nicht ebenso wie die jungen männlichen Gonanthen derselben Species anfangs Rudimente eines nicht zur vollen Entwicklung kommenden gestielten Keimsacks besitzen.

Die Bildung der Ovarien beginnt viel früher als diejenige der Hoden, nämlich lange bevor die Gonanthen ausgewachsen sind. Die alsdann bereits in das Entoderm des Gonanthen eingewanderten Eizellen stammen in der Regel, wie Weismann angibt, aus dem Entoderm der Zweige und des Stammes des Stockes; daneben habe ich aber jüngste, in der Entwicklung begriffene Eizellen auch im Entoderm der Gonanthen angetroffen, so daß die Keimzone der weiblichen *Sertularella* vom Stamm bis in die Gonanthen reicht.

Die Entstehung der Eizellen aus den Entodermzellen habe ich nicht ganz mit derselben Evidenz wie bei *Corydendrium, Clava* und *Sertularia* feststellen können; immerhin gelang es mir, einige kleinste Eizellen von *Sertularella* in einer Lage anzutreffen — und zwar im Gonanthen —, die für sie einen andern als einen entodermalen Ursprung anzunehmen kaum gestattet (Fig. 232). Ich fand sie nämlich in der tieferen Hälfte je einer Epithelzelle, die in Höhe und Breite sich nicht von den benachbarten Epithelzellen unterschied und neben der Eizelle noch einen normalen Zellkern besaß; es ist dies also genau derselbe Befund wie auf der ersten Entwicklungsstufe der Eizellen der eben genannten Hydropolypen, so daß zweifellos auch die folgenden Stufen bei *Sertularella* die entsprechenden gleichen sein werden. Anderseits liegen irgendwelche allgemeine Gründe gegen die Anerkennung eines entodermalen Ursprungs von Keimzellen gegenwärtig nicht mehr vor (S. 114), so daß man auch von der hypothetischen und ganz unwahrscheinlichen Annahme, die fraglichen Eizellen seien aus dem Ectoderm, wo sich niemals Eizellen vorfinden, in die Entodermzellen eingedrungen, völlig abzusehen hat. Deshalb muß man den beschriebenen und folglich vorläufig allen Eizellen von *Sertularella* einen entodermalen Ursprung zusprechen.

In denselben weiblichen Gonangien von *Sertularella polyzonias* (Fig. 230) war das blasig aufgetriebene Ende des Gonanthen nur mit seiner etwas vorgewölbten Mitte der Gonotheca angelagert und von dem schmächtigen Keimsack nicht scharf gesondert. Durchweg bestand der Gonanth nur aus den zwei ursprünglichen Körperschichten. Das Ectoderm enthielt überall bloß eine Zellenlage, die am Kopfende (Deckenplatte und Hals) aus Cylinderzellen bestand und abwärts in ein Plattenepithel überging, das den Keimsack und den Basalabschnitt glatt überzog. Schräge Ausläufer des Ectoderms gegen die Gonotheca hin sind vorhanden, aber keine tunicaähnliche Bildung, wie in den männlichen Gonanthen.

Das Entoderm besteht am Kopfende ebenfalls aus einer Zellenlage; im Keimsack wird es aber unregelmäßig mehrschichtig, um in der Nähe des Gonangienstiels wieder in eine einfache Zellenlage überzugehen (Fig. 233). Diese Verschiedenheit des Entoderms hängt mit der Einlagerung der Eizellen zusammen. Dicht über dem Stiel liegen die kleineren Eizellen noch im Grunde des Entoderms, von unveränderten Epithelzellen umgeben; sobald sie aber weiter aufwärts sich vergrößern und nach innen vorwölben, platten sie die sie bedeckenden Entodermzellen stark ab, während die zwischen ihnen eingekeilten Zellen ihre frühere Anordnung einbüßen, sich vermehren, übereinander schieben und vacuolisieren, wodurch sie wenigstens teilweise schon wie ein dichtes Füllgewebe die Eizellen umscheiden. Dies ist offenbar das von Weismann angegebene entodermale »Stroma« des Ovarium. Diese Umbildung des früher einfachen Entodermepithels nimmt vom Stiel bis zur Mitte des Keimsacks zu, um dann in der Halsgegend des Gonanthen wieder zu verschwinden.

Geht man nun zu älteren weiblichen Gonangien über, die schon die definitive Größe und äußere Form erreicht haben, so findet man den Gonanthen im ganzen und namentlich in seiner Gewebsbildung merklich verändert (Fig. 231). Befand sich früher über dem Keimsack nur ein beinahe kugliges und großes Kopfende, so ist es nunmehr in eine kleine Deckenplatte und einen langen, dünnen Halsabschnitt verwandelt, der vom ovalen Keimsack ebenso deutlich gesondert ist wie dieser vom cylindrischen Basalabschnitt. Es ist also derselbe Zustand des Gonanthen hergestellt, wie wir ihn bei *Sertularia* vor der Abschnürung des Keimsacks kennen lernten. Nur ist bei *Sertularella* die Deckenplatte von der Schlußplatte der Gonotheca weit abgerückt und bloß durch ectodermale Stränge mit ihr verbunden; der ganze Gonanth erscheint ferner außerordentlich dünn gegenüber der mächtig erweiterten Gonotheca.

Das Ectoderm des früheren Kopfendes ist kleinzelliger und am ganzen Halse ebenfalls zu einem Plattenepithel geworden; andre Veränderungen sind an ihm nicht wahrzunehmen. Auch das Entoderm der Deckenplatte, des Halses und des Basalabschnittes ist nicht wesentlich verändert; insbesondere zeigt es sich im letzteren noch gerade so wie früher, nämlich über den Eizellen abgeplattet, dazwischen in den unteren Abschnitten einfach, aufwärts in der Nähe des Keimsacks in der angegebenen Weise geschichtet. Im Keimsack selbst ist aber das Entoderm vollständig in zwei ziemlich dünne Schichten getrennt. Seine ganze oberflächliche Lage ist zu einem gleichmäßig hohen Cylinderepithel zusammengerückt, das über den dicht zusammenliegenden Eizellen glatt hinzieht, in den größeren Lücken zwischen ihnen aber bis zum Ectoderm einsinkt (Fig. 234). Im ganzen Umfange der einzelnen Eizellen ist dagegen das übrige Entoderm zu einem vollständigen, mehr oder weniger lockeren Füllgewebe geworden, das von dem Cylinderepithel durch eine deutliche Grenzlamelle scharf getrennt ist. Am Ansatz des Halses hört dieses Füllgewebe einfach auf, während es beim Übergang in den Basalabschnitt des Gonanthen mit dem Cylinderepithel wieder zusammenfließt. Dies und der Umstand, daß dasselbe Füllgewebe in den jüngeren Gonanthen sich als ungesonderter Teil des Entoderms darstellt, schließen jeden Zweifel aus, daß es ein Parentoderm ist.

Es verhält sich ferner zum Parentoderm der männlichen Gonanthen von *Sertularella* gerade so wie das Innenectoderm beider Geschlechter von *Cordylophora*: in den weiblichen Gonanthen beider Gattungen entwickelt sich das neue Gewebe im engsten Anschluß an die eingewanderten Eizellen, wogegen es in den männlichen Gonanthen ganz selbständig entsteht und sekundär zur Ursprungsstätte des Sperma wird; das Parentoderm von *Coryne* folgt aber in seiner Entwicklung in beiden Geschlechtern dem eben genannten männlichen Füllgewebe.

Bei näherer Untersuchung zeigt sich das Parentoderm der weiblichen *Sertularella,* in das die Eizellen eingebettet sind, teils netzförmig, teils in Form von kompakten Ansammlungen von Zellen, die sich häufig stärker färben und gelegentlich an jüngste Eizellen erinnern. Ferner habe ich sehr oft in der Rinde der größeren Eizellen Zellen und Kerne eingeschlossen gefunden, die natürlich nur aus dem umgebenden Gewebe stammen können und vermutlich mit den eben bezeichneten Zellen des Parentoderm identisch sind; diese sind demnach als Nährzellen zu bezeichnen. Auch WEISMANN fand im entodermalen Stroma von *Sertularella polyzonias* eigentümliche Zellen, die er aber aus gewissen Gründen nicht als Nährzellen anerkennen mochte und daher, allerdings unter Vorbehalt, für pflanzliche Parasiten erklärte. Mögen nun solche Parasiten auch in der Tat vorkommen, so kann dies doch nicht mehr einen Grund gegen die Annahme von Nährzellen abgeben, nachdem ich solche in ihrer Funktion beobachtet habe. — Den von WEISMANN beschriebenen Austritt der Eier aus dem Gonangium habe ich nicht gesehen.

In der ganzen Entwicklung der Gonanthen nimmt *Sertularella polyzonias* unter den Sertulariden zweifellos eine Ausnahmestellung ein, aber nicht nur durch die schon besprochene Rückbildung des abgeschnürten Keimsacks, die bei andern Thecaphora durch den vollkommenen Ausfall der Abschnürung ersetzt ist (S. 136), sondern auch durch den Ursprung der ganzen Gonade, der Keimzellen nebst dem sie aufnehmenden Gewebe aus dem Entoderm. WEISMANN hat sich freilich ähnlich ausgesprochen; seinen einzelnen Ausführungen in dieser Sache kann ich mich aber nicht anschließen.

So findet er die »Keimstätte«, den Ort der Differenzierung der beiderlei Keimzellen von *Sertularella* im Entoderm des Stammes und der Zweige, während ich dort nur Eizellen antreffe und die Spermatoblasten erst in dem bereits völlig abgesonderten Spermarium auftreten sehe, wo sie vorher ganz bestimmt fehlen. Dies ist insofern von Bedeutung, als WEISMANN zur Entscheidung der Frage, ob die Keimzellen von *Sertularella* an ihrer Keimstätte, wo sie zuerst sichtbar sind, auch aus dem Entoderm entstehen, zunächst auf die Untersuchung der Plumularien verweist (Nr. 70, S. 168), um dort wieder zu erklären, daß dies nur durch allgemeine Gründe entschieden werden könne (a. a. O. S. 186);

endlich erfahren wir (a. a. O. S. 236), daß die bekannte WEISMANNsche Hypothese von der Keimstätteverschiebung schwerwiegende Wahrscheinlichkeitsgründe dafür liefere, daß eben alle Keimzellen der Hydropolypen aus dem Ectoderm stammten. Ich brauche hier auf diesen ganzen Beweis nicht weiter einzugehen, da ich gegen alle von Hypothesen abgeleiteten Möglichkeiten oder Wahrscheinlichkeiten die Beobachtung anführen kann, daß die beiderlei Keimzellen von *Sertularella polyzonias* ebenso gewiß aus Entodermzellen hervorgehen wie die Eizellen von *Corydendrium, Clava* und *Sertularia* und alle Keimzellen von *Coryne*, abgesehen von einigen andern noch zu besprechenden Formen (*Gonothyraea, Obelia*).

Ein weiterer Umstand, auf den ich Gewicht lege, ist die Anwesenheit eines Parentoderms in den Gonanthen von *Sertularella.* Freilich hat schon WEISMANN das Füllgewebe (Stroma) der Gonaden von *Sertularella* gesehen, aber doch so wenig beachtet, daß er für die Spermarien nicht einmal dessen entodermale Abkunft erwähnt. Auch kann ich die Ansicht nicht teilen, daß es einfach »Entoderm« sei, so wenig wie ich anderseits das Innenectoderm andrer Hydropolypen als »Ectoderm« schlechtweg aufzufassen vermag. Sobald jedes dieser Gewebe sich von seiner Ursprungsstätte vollständig abgelöst hat, um nach besonderer Differenzierung auch neuen Funktionen zu dienen, hat es ebenso gut ein Anrecht darauf, als eine besondere, mit eigenem Namen gekennzeichnete Körperschicht zu gelten, wie etwa das in gleicher Weise entstehende und unter Umständen nicht viel weiter ausgebildete Mesoderm höherer Tiere.

Endlich muß ich hier zum Schluß noch einmal auf die Rückbildung des ursprünglichen, primären Keimsacks in den Gonanthen von *Sertularella* zurückkommen. Ich wies bereits auf den Unterschied zwischen dieser tatsächlichen Rückbildung und der bloß scheinbaren Rückbildung des gestielten Keimsacks von *Diphasia* hin (S. 136). An diese Gegenüberstellung lassen sich noch einige weitere Schlußfolgerungen anknüpfen. Wenn man in der unvollkommenen Abschnürung des Keimsacks und in ihrem vollständigen Mangel bei *Diphasia* auch eine wirkliche Hemmungsbildung erblicken wollte, so fehlte dabei doch eine Rückbildung einzelner Teile im Sinne eines Schwundes und bestände nur eine Abänderung ihres Zusammenhanges. Bei *Sertularella* verschwindet aber der primäre abgeschnürte Keimsack vollständig und der im Gonanthen neugebildete Keimsack übernimmt weder irgendwelche Teile des ersteren, noch kann er als eine Wiederholung desselben aufgefaßt werden, da er doch unter ganz andern Formbedingungen der umliegenden Teile entsteht. Er ist vielmehr eine ganz neue sekundäre Bildung des Gonanthen; und daraus erklärt sich auch, daß dieser sekundäre Keimsack von *Sertularella* statt eines Innenectoderms, das doch in allen sonstigen und primären Keimsäcken der Thecaphora vorkommt, als bloß analoge Bildung ein Parentoderm erzeugt. Es ist dies ein unzweideutiges Beispiel für die Diskontinuität von äußerlich ähnlichen (homoiden) und nur funktionell einander völlig entsprechenden (analogen) Teilen in den Geschlechtsindividuen der Hydropolypen.

Auch scheint es mir nicht aussichtslos, die Ursachen dieser merkwürdigen Rück- und Neubildung des Keimsacks von *Sertularella* aufzudecken. Wenn ein Keimsack schon nach dem Ausweis seiner individuellen Entwicklung nur so entstanden sein kann, daß die Keimzellen durch ihre Einwanderung in den Gonanthen dessen Mittelteil zur Reifungsstätte umwandelten, so kann diese Bildung sich allmählich so fixieren, daß ihre individuelle Entwicklung schon vor der Einwanderung der Keimzellen oder ihrer Entstehung an Ort und Stelle beginnt und selbst bis zur Herstellung eines abgeschnürten Keimsacks fortschreitet, wie es gerade bei dem primären Keimsack von *Sertularella* geschieht. Wird nun jene Einwanderung oder Erzeugung der Keimzellen aus irgendeiner Ursache bedeutend verzögert, so kann dies ein sehr natürlicher Grund für eine allmähliche phyletische Rückbildung des bereits vorhandenen besonderen, d. h. abgeschnürten Keimsacks sein, worauf, wenn die Existenz der Species nicht in Frage gestellt werden sollte, notwendig der sekundäre Keimsack entstehen mußte. Und in der Tat weiß ich keine Gonanthen zu nennen, in denen die Keimzellen sich so spät einstellen wie gerade bei *Sertularella* — lange nach der Herstellung des fertigen primären Keimsacks. Daher halte ich diese Erklärung der besprochenen Rückbildung nicht bloß für möglich, sondern für wahrscheinlich.

18. **Plumularia echinulata** (Taf. XII).

Über die geschlechtliche Fortpflanzung dieses Hydropolypen liegen zwei nicht ganz übereinstimmende Untersuchungen vor. Nach de Varenne (Nr. 67, S. 635, 636) sollen die im Entoderm entstehenden Eizellen, nachdem sie aus dem Stamm des Stockes in das »Blastostyl« des Gonangium eingewandert wären, jede für sich die Entstehung eines gestielten »Gonophors« veranlassen, so daß das Blastostyl mit einer größeren Anzahl von Gonophoren besetzt sei. Weismann (Nr. 70, S. 179, 188) gibt dagegen für *Plumularia echinulata* und *Plumularia halecioides* an, daß an dem mit einer Deckenplatte versehenen Blastostyl gleichzeitig nur ein bis zwei Gonophoren mit mehreren Eizellen vorkämen. Diese seien ferner unzweifelhaft von medusoidem Bau, da die Keimzellen von einer ectodermalen Hülle (Manubrium-Entoderm), einer Glockenhöhle und einer dreiblättrigen Umbrella (Subumbrellarepithel, Entodermlamelle, Exumbrellarepithel) umschlossen würden; insbesondere will Weismann den »Ursprung der Entodermlamelle vom Grunde des Spadix« unmittelbar festgestellt haben (a. a. O. S. 185).

Die von de Varenne angegebene Keimstätte wird von Weismann bestätigt; im Gonophor durchbrächen die Keimzellen die Grenzlamelle und lägen folglich im Ectoderm. Ein Teil der Eizellen verwandelt sich in Nährzellen, die allmählich schwinden. Die Embryonalentwicklung verlaufe noch im Gonangium; die Deckenplatte werde zuletzt trichterförmig eingezogen und bräche dann durch. — Die männlichen Gonangien verhielten sich wesentlich ebenso wie die weiblichen. Einmal fand Weismann an Stelle eines normalen Gonangium mit Blastostyl und Gonophor bloß ein von dünnem Perisark umschlossenes Gonophor (a. a. O. S. 181).

Die männlichen und weiblichen Gonangien von *Plumularia echinulata* habe ich, ebenso wie Hincks es von *Plumularia catharina* angibt (Nr. 45, S. 301), am selben Stöckchen vereinigt gesehen: entweder entspringen männliche und weibliche Stämme aus derselben Hydrorhiza, oder die beiderlei Gonangien sitzen an demselben Stamm. Die jüngsten Gonangien sind unregelmäßig kreiselförmig (Fig. 249), werden aber später oval, und ihre Gonotheca entwickelt mehrere Längskanten und am distalen Ende und etwas darunter hohle Dornen, die von soliden Ectodermzapfen der Deckenplatte ausgefüllt werden (Fig. 252, 253). Die männlichen Gonangien bilden jedoch nur wenige kurze oder gar keine Dornen (Fig. 256).

Weibliche Gonangien. Die im Entoderm des Stammes entstehenden Eizellen wandern schon sehr früh in die Gonangien ein und halten sich dabei an die etwas eingebuchtete Seite des Gonanthen, wo später der Keimsack hervortritt, d. h. an die künftige Bauchseite (Fig. 249). Dort liegen sie in Einbuchtungen des Entoderms, überdeckt von dem glatt darüberziehenden Ectoderm. Zwischen diesem und den Eizellen ist allerdings meist die ursprüngliche Grenzlamelle zu sehen, daneben aber auch häufig eine solche zwischen den Eizellen und dem Entoderm; daraus ergibt sich die Schwierigkeit, den Übertritt dieser

Elemente aus dem Entoderm in das Ectoderm nur nach ihren Lagebeziehungen zu einer Grenzlamelle zu bestimmen. Dies hat übrigens deshalb nichts zu sagen, weil die spätere Lage der Eizellen innerhalb des Ectoderms auf ganz anderm Wege erreicht wird.

Bald nach der Einwanderung der Eizellen in den Gonanthen beginnen Veränderungen an demselben (Fig. 250, 251). Sein Kopfende, woraus später Deckenplatte und Hals hervorgehen, setzt sich durch eine Einschnürung vom übrigen Körper ab, der sich wie bei den Sertulariden in den die Eizellen enthaltenden Keimsack und den Basalabschnitt sondert. Im Umfange dieser beiden Abschnitte zieht sich der Gonanth von der Gonotheca weit zurück, während die Deckenplatte mit ihr noch lange verbunden bleibt. — Schon vor dem Beginn jener Sonderungen war das Ectoderm, soweit es die Ansammlung der Eizellen überdeckt, durch lebhafte Zellvermehrung unregelmäßig mehrschichtig geworden (Fig. 249), woraus sich in der Folge drei regelmäßige und deutlich getrennte Schichten entwickeln (Fig. 250, 251). Die darunter liegenden Eizellen sind unterdessen aus ihren Entodermnischen hervorgetreten, teils infolge ihrer Vergrößerung, teils weil das Entoderm sich in der Halseinschnürung zusammenzieht und im Zusammenhang damit sich zwischen den Eizellen zurückzieht. Die drei aneinandergepreßten Ectodermschichten liegen alsdann wie eine flache Kappe über den Eizellen. Trotz dieser äußeren Vorwölbung des Keimsacks ist aber eine Abschnürung desselben auch auf den nächsten Entwicklungsstufen, während der weiteren Ausbildung seiner drei Ectodermschichten noch nicht zu sehen.

Fig. 251 zeigt uns den Mediandurchschnitt eines solchen weiter entwickelten Gonangium. Seine anfangs etwas konvexe Scheitelfläche hat sich zuerst abgeflacht und dann sogar eingesenkt; das Kopfende des Gonanthen ist außerordentlich gewachsen, der Keimsack noch wenig verändert. Doch sind bereits Fortsetzungen seiner innersten Ectodermschicht zwischen die Eizellen und zwischen diese und das Entoderm eingedrungen und umscheiden sie alsbald vollständig, so daß sie dadurch vollständig in ein ectodermales Gewebe eingeschlossen werden und nicht etwa bloß zwischen Grenzlamelle und eine Ectodermschicht zu liegen kommen. Dieses die Eizellen umspinnende und über die Grenzen des Keimsacks nicht hinausgehende Füllgewebe ist natürlich ein Innenectoderm, wie wir es bei *Diphasia* kennen lernten, und eben dadurch von demjenigen der *Sertularia* verschieden, daß es weder an einer beschränkten Stelle noch zweischichtig, sondern gleich anfangs im ganzen Umfange des Keimsacks und einschichtig auftritt.

Die mittlere Ectodermschicht behält die Form eines etwas unregelmäßigen Plattenepithels und schließt sich dem Innenectoderm, obgleich sie von ihm stellenweise weit absteht, insofern an, als sie auf den Umfang des Keimsacks beschränkt bleibt und bei dessen Abschnürung ihn bis zum Stiel überzieht (Fig. 253). Da sie aber von diesem Stiel aus sich in das einfache Ectoderm des Halses und des Basalabschnitts umschlägt, kann sie ebenso wie die entsprechende Schicht bei *Sertularia* nur als eine auf den Keimsack übergehende Fortsetzung des allgemeinen Ectoderms des Gonanthen aufgefaßt werden, die am Keimsack ein Außenectoderm ist. Die dritte und äußerste Ectodermschicht endlich erweist sich sehr bald als eine Tunica in demselben Sinne wie bei *Sertularia*; denn ebenso wie dort hält sie sich nicht an den Umfang des Keimsacks, sondern geht weit über seine Grenzen hinaus, oben bis an die Deckenplatte, dann bis an die Seiten der Halsröhre (Fig. 252) und des Basalabschnitts bis weit unter den Stiel des Keimsacks. Wenn sie also auch den letzteren überdeckt, so gehört sie doch nicht zu dessen Teilen, sondern zum ganzen Gonanthen (Blastostyl aut.); ich habe daher den Namen »gemeinsame Gonophorenhülle«, womit Weismann die Tunica von *Plumularia echinulata* gelegentlich bezeichnet (Nr. 70, Taf. IX Fig. 3, Taf. XXIV Fig. 12), vermieden.

Die verhältnismäßig spät beginnende Abschnürung des Keimsacks geht bei *Plumularia echinulata* so vor sich wie bei *Sertularia*; der Stiel sitzt ungefähr in der Mitte der dorsalen Seite des Keimsacks. Sein Entodermschlauch hat sich bei dem allgemeinen Wachstum ansehnlich erweitert und dringt mit breiten Falten zwischen die Eizellen vor (Fig. 253); Innenectoderm und das deckende Außenectoderm verhalten sich wie vorher.

Was nun die morphologische Bedeutung eines solchen gestielten Keimsacks betrifft, so kann ich ihn weder nach seiner Entstehung als »blindsackartige Ausstülpung« im Sinne einer Knospe bezeichnen, noch einen medusoiden Bau an ihm entdecken. Den grundsätzlichen Unterschied zwischen einer Knospe und der Abschnürung eines ursprünglichen Abschnitts des Gonanthen habe ich schon bei der Beschreibung der Sertulariden hervorgehoben, und bei *Plumularia echinulata* liegen die Verhältnisse im ganzen ebenso. Alle definitiven Teile des Keimsacks sind auch dort fertig gebildet, bevor sich nur das Bild einer Ausstülpung, geschweige eines gestielten Anhangs zeigt; sie sind also nicht Erzeugnisse einer Knospe, sondern gehören dem ungeteilten Gonanthen an, so daß die angebliche Knospung sich nur als ein Teilungsprozeß darstellt. Dies wird noch deutlicher durch den Umstand, daß auch bei unsrer *Plumularia* die Hydranthen die von *Sertularia* her bekannte einseitige Ausbuchtung zeigen[1], die dem »ausgestülpten« Keimsack zweifellos homolog ist und natürlich nur von den primären Hydranthen auf die sekundär abgeänderten Hydranthen, d. h. die polypoiden Gonanthen (Blastostyle aut.) vererbt sein kann und nicht umgekehrt. Der Keimsack von *Plumularia echinulata* ist also keine durch Knospung entstandene Neubildung, sondern nur ein durch Abschnürung sich sonderndes polypoides Organ des Gonanthen.

Dadurch ist natürlich auch schon entschieden, daß der Keimsack von *Plumularia echinulata* nicht medusoiden Ursprungs ist. Er besitzt aber auch keine Merkmale eines medusoiden Baues. Weismann erblickt einen solchen in den vier Blättern der Gonophorenhülle, ausschließlich der »gemeinsamen Gonophorenhülle« oder der Tunica (s. o.). Nach meinen Befunden beruht dies jedoch auf einem Irrtum, da sich an den weiblichen Keimsäcken von *Plumularia echinulata* außer der Tunica nur zwei ectodermale Schichten, Innenectoderm und Außenectoderm, befinden, und an den männlichen Keimsäcken, an denen gerade Weismann den medusoiden Bau zuerst erkannt haben will, sogar nur eine einzige Schicht (s. u.). Nun soll sich zwar jene Vierschichtung und ferner der Zusammenhang der darin befindlichen Entodermlamelle mit dem »Spadix« (Entodermschlauch) bei *Plumularia halecioides* besonders deutlich zeigen, von welcher Art mir ein Gonangium nicht zur Verfügung stand; dagegen finden meine Angaben eine Bestätigung durch die Befunde an zwei andern Plumularien, *Pl. frutescens* und *Pl. setacea*, ferner an drei Arten von *Aglaophenia*, einer *Antennularia* (s. u.) und endlich an den schon beschriebenen Sertulariden und andern Thecaphora, die meist nur eine Ectodermschicht des Keimsacks besitzen. Vielleicht wurde Weismann dadurch getäuscht, daß bisweilen eine von jenen Ectodermschichten des Keimsacks sich an einer einzelnen Stelle durch Spaltung verdoppelt; solche Unregelmäßigkeiten sind aber um so weniger von Bedeutung, als sie ebenfalls an der Tunica anzutreffen sind, wo sie doch zweifellos belanglose Zufälligkeiten darstellen.

Im übrigen kann ich hier nur wiederholen, was in den vorausgehenden Abschnitten schon öfter ausgesprochen wurde: Weismann versucht den Medusenbau der Keimsäcke wie in allen übrigen Fällen so auch für *Plumularia* durch Merkmale zu beweisen, die, selbst ihre Existenz vorausgesetzt, bei keiner einzigen, von Hydropolypen erzeugten echten

---

[1] Die Ausbuchtung wechselt allerdings an den Hydranthen von *Plumularia* in ziemlich weiten Grenzen; bei *Pl. halecioides* ist sie aber nicht selten bis zur Form eines vollkommenen Bruchsacks ausgebildet (Fig. 258).

Meduse vorkommen. Zwei konzentrische Ectodermschichten, die eine ebensolche primäre Entodermlamelle zwischen sich fassen, sind freilich oft genug als die maßgebende Grundlage einer wirklichen Medusenglocke angenommen und verkündet worden; nachdem sich dies aber als Irrtum herausgestellt hat, sind eben auch alle daraus abgeleiteten Folgerungen nichtig. Dies wird noch dadurch vervollständigt, daß bei *Plumularia echinulata* eine Entodermlamelle wie bei allen von mir untersuchten Gonanthen (Athecata) und Keimsäcken (Thecaphora) überhaupt fehlt, und daß das Innenectoderm nicht einmal aus einer auf den Scheitel des Keimsacks begrenzten und zweischichtigen Anlage hervorgeht, wie das wenigstens in dieser Beziehung glockenkernähnliche Innenectoderm von *Sertularia*, sondern als einheitliche, die ganze Oberfläche des Keimsacks bedeckende Schicht entsteht und dies dauernd bleibt. Denn dadurch entfällt die Möglichkeit, Vertreter der zwei Schichten des Glockenkerns (Subumbrellarepithel, Überzug des Manubrium) herauszufinden. Es ist also in den Keimsäcken von *Plumularia echinulata* nicht einmal eine äußerliche Ähnlichkeit mit einzelnen Medusenteilen vorhanden.

Zum Schluß wären hier noch die letzten Veränderungen an den weiblichen Gonanthen von *Plumularia echinulata* zu besprechen. Während der Abschnürung des Keimsacks zieht sich die Deckenplatte, die den Hörnern der Gonotheca ansehnliche Fortsätze zusendet, sehr stark zusammen und löst sich vom eingesenkten Scheitel der Gonotheca ab, so daß sie zuletzt nur von jenen Fortsätzen in ihrer Lage gehalten wird (vgl. *Sertularella*, S. 141). Dann atrophiert sie ebenso wie die Halsröhre und der obere Teil des Basalabschnitts des Gonanthen (Fig. 254). Einen zweiten Keimsack habe ich an den weiblichen Gonanthen nur sehr selten gesehen.

Sobald die Eizellen der Reife entgegengehen, beginnt auch im Keimsack eine Atrophie seiner ectodermalen und entodermalen Teile. In der Rinde der Eizellen finden sich schon vorher Nährzellen, die nach ihrer geringen Größe zu urteilen nur vom Füllgewebe herrühren können. Sobald die Eier reif geworden sind und die Embryonalentwicklung anfängt, sind sie von einer festen Cuticula ganz umschlossen und mehr oder weniger in einer Reihe übereinander angeordnet[1]. Dann sind alle Teile des Gonanthen, auch die Tunica, bis auf kümmerliche Reste reduciert, mit Ausnahme der unteren Hälfte des Basalabschnitts; aber auch diese macht in der Regel, selbst wenn sie einige winzige Eizellen enthält, den Eindruck eines atrophierenden Teils.

---

[1] Vielleicht hat dieses Bild die Darstellung de Varennes von den zahlreichen, nur je ein Ei enthaltenden Gonophoren veranlaßt, falls er überhaupt die echte *Plumularia echinulata* vor sich hatte.

Männliche Gonangien. In ihnen beginnt die Abschnürung des Keimsacks früher als in den weiblichen Gonangien (Fig. 255). Die Spermatoblasten sind alsdann in schwacher Schicht über den Bruchsack des Entoderms ausgebreitet, aber auch noch außerhalb dieses Bruchsacks im Entoderm anzutreffen, so daß ihre Einwanderung in den Keimsack wahrscheinlich noch länger andauert. Das Ectoderm des Keimsacks ist einfach; ob es aber die Elemente eines Innenectoderms und eines Außenectoderms in sich vereinigt, oder ob das letztere mit der Tunica verbunden ist, läßt sich an den vorliegenden Gonangien von *Plumularia echinulata* nicht entscheiden. Nur das Verhalten der übrigen Plumulariden (*Plumularia setacea*, *Aglaophenia*, *Antennularia*) spricht für die zweite Deutung, so daß die männlichen Keimsäcke von *Plumularia echinulata* nur ein Innenectoderm und kein Außenectoderm besäßen. Fortsetzungen dieses Innenectoderms in die Hodenanlage habe ich nicht beobachtet; vielleicht sind sie aber doch vorhanden und nur durch das Sperma verdeckt, wie ich es bei *Halecium* u. a. feststellen konnte. — Der Entodermschlauch der männlichen Keimsäcke gabelt sich sehr bald an seiner Spitze (Fig. 256).

An den jüngeren männlichen Keimsäcken konnte ich die für die weiblichen Keimsäcke angegebene Tatsache bestätigen, daß die gesonderte Hodenanlage, Innenectoderm und Tunica (mit Außenectoderm) vollendet waren, bevor die Ausbuchtung des Entoderms und die Abschnürung des ganzen Keimsacks beginnt. — Nach allem lassen die männlichen Keimsäcke von *Plumularia echinulata* noch bestimmter als die weiblichen jede Medusenähnlichkeit vermissen. Dagegen ist die Entwicklung von zwei bis drei Keimsäcken an einem Gonanthen bei den männlichen Individuen, wie mir scheint, die Regel; jeder neue Keimsack entspringt unterhalb der älteren.

19. **Plumularia frutescens** (Taf. XII).

Die wenigen weiblichen Gonangien dieser Art, die ich habe untersuchen können, zeigen einige Abweichungen von den Gonangien der *Plumularia echinulata* (Fig. 257). Sie entbehren die Hörner der Gonotheca und diese scheint an ihrem Scheitel eine Art von Deckel zu bilden (vgl. *Antennularia*). Die Deckenplatte war schon atrophiert und dem Deckel angelagert; die Halsröhre des Gonanthen war nur noch als Strang zu sehen. Der Stiel des abgeschnürten Keimsacks saß sehr tief über dem kurzen Basalabschnitt, an dem ich niemals einen zweiten Keimsack antraf. — Mit der Größe der ganzen Gonangien wechselt auch die Zahl der in ihnen enthaltenen Eizellen, die, wie in dem hier abgebildeten Individuum, bis auf zwei sinken kann.

Das Innenectoderm umwächst die Eizellen und ist stellenweise gespalten; das durch eine Grenzlamelle von ihm getrennte Außenectoderm ist aber an der Spitze viel dicker als bei *Plumularia echinulata,* was sich daraus versteht, daß es an seiner Oberfläche wie die Keimsäcke von *Sertularia* Gallertschichten absondert, die die von einer Tunica überdeckte Mantelhöhle füllen. Jene verdickte Partie des Ectoderms entspricht also der Scheitelplatte von *Sertularia.*

20. **Plumularia setacea** (Taf. XI).

Diese Art unterscheidet sich in der Entwicklung ihrer Gonangien sehr auffallend von den bisher besprochenen Plumularien, indem der Keimsack ihrer Gonanthen sich überhaupt nicht abschnürt. Dadurch schließt sich *Plumularia setacea* an die von Hamann beschriebene *Plumularia fragilis* n. sp. (?) an, deren Gonangien ebenfalls nur einen einfachen Schlauch enthalten sollen (Nr. 36, S. 30). Die aus dem Entoderm des Stammes eingewanderten Eizellen von *Plumularia fragilis* liegen nach Hamann anfangs zwischen beiden Körperschichten, sollen aber allmählich vom Entoderm ganz umwachsen werden.

Die weiblichen Gonangien von *Plumularia setacea* — männliche Gonangien dieser Species standen mir nicht zur Verfügung — sind durchweg abgeplattet, die jüngsten zuerst birnförmig, dann dreieckig mit einer Furche längs des terminalen Randes, die ältesten spindelförmig mit flaschenhalsartig vorgezogenem Vorderende.

Die Eizellen wandern aus dem Entoderm des Stammes ein und liegen anfangs genau so wie bei *Plumularia echinulata* in Nischen des Entodermepithels, so daß das Ectoderm glatt über sie hinwegzieht (Fig. 241). Sehr bald wölben sie sich aber nach außen gegen das Ectoderm vor und gelangen, indem die Nischen des Entoderms sich ausgleichen, ganz in den Bereich des Ectoderms (Fig. 242). Daß dabei die ursprüngliche Grenzlamelle über den Eizellen verschwindet und dann unter ihnen sich wieder neu bildet, ist wahrscheinlich, aber für die Lagebeziehungen der so weit vorgerückten Eizellen ganz unerheblich; denn sie werden nicht nur sofort allseitig von einem lockeren Ectodermgewebe umsponnen, sondern diese tiefere Ectodermschicht trennt sich beinahe gleichzeitig durch Vermittlung einer besonderen Grenzlamelle vom übrigen Ectoderm scharf ab (Fig. 243, 244). Mit andern Worten: die Eizellen werden, sobald sie aus dem Entoderm in das Ectoderm übergetreten sind, in ein wohlabgegrenztes Innenectoderm aufgenommen, das jedoch wie bei *Diphasia* nur aus einem ungeschichteten Füllgewebe besteht. Die frühzeitige Abspaltung dieses Innenectoderms läßt es verstehen, daß Hamann offenbar dasselbe Gewebe für eine entodermale Bildung hält. Es gehört übrigens zu den umfänglichsten Geweben seiner Art und zeigt den Charakter des Füllgewebes besonders deutlich.

Das Ectoderm ist schon in den jüngsten Gonanthen vacuolisiert; dies führt später zur Verwandlung der ganzen Schicht, sowohl dort, wo sie das Entoderm allein überdeckt, als auch am Keimsack, wo sie als »Außenectoderm« erscheint, in eine Art von Füllgewebe. Und zwar verläuft diese Metamorphose wie am Innenectoderm von *Cordylophora* und am Parentoderm der männlichen Gonanthen von *Sertularella* (Fig. 241—246). Durch die größeren Vacuolen, die in einzelnen Zellen entstehen, wird deren kernhaltiges Protoplasma in eine dünne wandständige Schicht verwandelt; solche Schichten verschmelzen, wo sie zusammenstoßen, zu dünnen Platten, die teils ein wabenförmiges Fachwerk um die Vacuolen bilden, teils durch mannigfache Durchbrüche sich in Stränge verwandeln und gleichzeitig die Vacuolen zu einer kontinuierlichen Intercellularsubstanz zusammenfließen lassen. An der Deckenplatte der Gonanthen von *Plumularia setacea* erhält sich mehr die erste Vacuolenbildung und ein immerhin epithelartiges Verhalten des Ectoderms; weiter abwärts nimmt aber die beschriebene Auflösung des ursprünglichen epithelialen Zellverbandes zu, die Scheidewände und Stränge nehmen an Zahl ab, und es entsteht ein außerordentlich weitmaschiges Zellennetz, worin anscheinend nur an wenigen Stellen nicht vacuolisierte ursprüngliche Zellen zu dickeren Platten zusammengebacken sind.

Ich bemerke hier gleich, daß diese selbe Neubildung eines Füllgewebes am Ectoderm, Außenectoderm und der Tunica von *Sertularella*, aller Plumulariden (*Plumularia*, *Aglaophenia*, *Antennularia*) und von *Halecium* sich wiederholt und daß das Innenectoderm, wo es zuerst in kompakter Masse auftritt, wesentlich in derselben Weise sich in ein lockeres Füllgewebe verwandelt. Denn wenn diese Metamorphose z. B. bei *Cordylophora* so verläuft, daß eine periphere Vacuolisierung der Zellen in deren Centrum die beschriebenen sternförmigen, kernhaltigen Protoplasmakörper herstellt, aus denen nach dem Schwunde der früheren Zellgrenzen und dem Zusammenfluß der Vacuolen zu einer Intercellularsubstanz das definitive Zellennetz entsteht, so ist dies nur eine formale

Abänderung der für *Plumularia setacea* angegebenen Umbildung des Ectoderms. Das wesentliche bleibt überall dasselbe: das netzförmige Füllgewebe entsteht überall, sei es im Epithel selbst oder in einem davon abgesonderten Binnengewebe, nach Auflösung und Verschmelzung der vacuolisierten ursprünglichen Zellen so, daß ihre Vacuolen direkt in die Intercellularsubstanz, die kernhaltigen Protoplasmamassen in das neuentstehende Zellennetz übergehen.

Die Sonderung der einzelnen Regionen in den Gonanthen von *Plumularia setacea*, nämlich der Deckenplatte, des Halses und des Keimsacks, beginnt erst relativ spät. In den Gonanthen mit dreieckigem Umriß ist nur das distale Ende des Entodermschlauchs als breite Platte von seinem Hauptteil abgesetzt, während das Außenectoderm noch dem ganzen Umfange der Gonotheca eng anliegt, also keinerlei Einteilung zeigt (Fig. 243). Erst viel später schnürt es sich in der Halsgegend so ein, daß man Deckenplatte, Hals und Keimsack unterscheiden kann; ein Basalabschnitt des Gonanthen kommt eigentlich gar nicht zur Sonderung, indem an den tief hinabreichenden Keimsack sich unmittelbar ein strangförmiger Stiel anschließt (Fig. 245).

Während dieser Ausbildung der Regionen zieht sich das Ectoderm nur auf der etwas flacheren Rückenseite von der Gonotheca zurück, bleibt aber auf der gegenüberliegenden Seite mit ihr größtenteils verbunden. Trotzdem tritt auch dort die Halseinschnürung sehr deutlich hervor, indem das Ectoderm sich neben der Deckenplatte und dem Halse in zwei Schichten spaltet, von denen nur die äußere an der Gonotheca haften bleibt, die innere aber der Einschnürung des Entodermschlauchs folgt. Diese Innenschicht ist früh angelegt und daran zu erkennen, daß sie im Grunde des sich auflockernden Ectoderms das ursprüngliche feste Epithelgefüge behält (Fig. 243). Sobald dann die Spaltung eintritt, überzieht jene Innenschicht die Deckenplatte und den Hals mit einer dünnen, die Oberseite des Keimsacks jedoch mit einer dicken Epitheldecke, welche letztere sich später als eine ebensolche gallertbildende Scheitelplatte erweist, wie wir sie bei *Plumularia frutescens* und bei *Sertularia* kennen lernten. Die Deutung der von ihr abgespaltenen Außenschicht als Tunica und der zwischen ihnen liegenden Höhlung als Mantelhöhle ergibt sich dann von selbst. Sobald sich in der Folge der verschmächtigte Hals wie bei *Sertularia* dorsalwärts verschiebt, breitet sich die Mantelhöhle natürlich ebenfalls bis an die Rückenseite aus.

Trotz der hervorgehobenen einzelnen Ähnlichkeiten mit den

Gonanthen andrer Plumularien und der Sertulariden zeichnen sich diejenigen von *Plumularia setacea* durch mehrere Eigentümlichkeiten aus, vor allem dadurch, daß der Keimsack sich niemals vom übrigen Gonanthen abschnürt. Allerdings wölbt er sich ebenfalls an der Bauchseite stark vor; dies ist aber nur die Folge davon, daß der Hals, wie schon bemerkt, sich dorsalwärts verschiebt, was jedoch mit einer Abschnürung des Keimsacks von einer dorsalen Fortsetzung der Halsröhre in gar keinem Zusammenhange steht. Ein Blick auf einen solchen älteren Gonanthen macht dies sofort klar. Die Eizellen rücken nämlich niemals wie bei *Sertularia*, *Plumularia echinulata* u. a. von der Rückenseite fort, so daß der Entodermschlauch gerade unter den Hals zu liegen käme; vielmehr umgeben sie ihn allseitig so, daß er stets eine axiale Lage im Keimsack einnimmt und von dem Ovarium wie von einem dicken cylindrischen Mantel umschlossen wird (Fig. 244, 245). Dadurch ist von vornherein jede Möglichkeit ausgeschlossen, daß ein Teil des Entodermschlauchs als »Halsröhre« sich von dem übrigen Keimsack abschnüren könnte. Dagegen muß der Entodermschlauch am oberen Ende des Keimsacks eine auffallende Biegung ausführen, um aus seinem axialen Verlauf in den dorsal verlagerten Hals einzutreten (Fig. 246).

Ein weiterer Unterschied von *Sertularia* zeigt sich in der Gallertbildung der Gonanthen von *Plumularia setacea.* Sobald die Eizellen sich der Reife nähern, beginnt eine deutliche Atrophie der Deckenplatte und des Halses, indem die erstere zu einer dünnen Verschlußmembran, der Hals zu einem dorsal an die Gonotheca angehefteten dünnen Strange wird (Fig. 247). Gleichzeitig beginnt das distale Ende der Gonotheca sich flaschenhalsähnlich auszuziehen, und über der Scheitelplatte treten die ersten Spuren der geschichteten Gallerte auf. Die Scheitelplatte erhebt sich darauf zu einem hohlen Zapfen, in den sich das zunächst liegende Ei einzwängt, während das Ende der Gonotheca nebst der Deckenplatte aufbricht und die Gallerte nach außen hervortritt. Dies alles führt aber doch zu einem ganz andern Ende als bei *Sertularia.*

Unter vielen Gonangien dieses Stadiums mit reifen Eiern habe ich nur ein einziges angetroffen, an dem die ausgetretene Gallerte ein unregelmäßiges Klümpchen bildete, in dem ein Ei eingebettet war, während die übrigen noch unreifen Eier in dem größtenteils schon aufgelösten Keimsack lagen. Ich halte dies für eine Mißbildung. In der Regel bildet aber die Gallerte statt einer Acrocyste einen sehr langen, spitz auslaufenden Faden, und die Eier bleiben im Gonangium zurück, um dort ihre Embryonalentwicklung durchzumachen (Fig. 247, 248).

Ich konnte ferner feststellen, daß die Reifungserscheinungen der Eier gleich nach der Bildung des Gallertfadens auftreten, und daß ziemlich gleichzeitig die zapfenförmige Ausstülpung der Scheitelplatte sich zu einer dünnen Membran verdünnt. Bald darauf wird der Gallertfaden abgestoßen. Es scheint also sicher, daß der letztere nur während der Befruchtungszeit funktioniert; und da dürfte wohl die Ansicht berechtigt sein, daß er dazu dient, durch seine Quellung das im Wasser befindliche Sperma anzuziehen und so den reifen Eiern zuzuführen. Wenn aber diese Hypothese stichhaltig erscheint, so könnte sie auch auf die eigentlichen Acrocysten der Sertulariden ausgedehnt werden, deren Deutung als ausschließlicher Schutzvorrichtungen angesichts der vielen nackt im Wasser sich entwickelnden Hydroideneier doch fraglich ist.

Zur Zeit der Eireife beginnt auch die Atrophie der sämtlichen Gewebe des Keimsacks: sie ziehen sich zusammen, lösen sich auf und verschwinden, so daß die jungen Embryonen zuletzt in der leeren und offenen Gonothecakapsel ganz frei liegen und nach der Entwicklung eines Wimperkleides ausschwärmen können.

Der wichtigste Punkt in der Entwicklungsgeschichte der Gonangien von *Plumularia setacea* ist natürlich die vollständige Abwesenheit eines abgeschnürten Keimsacks an allen Gonanthen. Was bei *Diphasia* ausnahmsweise vorkommt, ist bei *Plumularia setacea* die Regel, ohne daß mir Ausnahmen davon vorgekommen wären; es kann folglich die ganze Art zum Vergleich mit andern Arten dienen.

Betrachten wir zunächst den Keimsack von *Plumularia setacea* für sich allein, so kann die Frage nach seiner etwaigen Ähnlichkeit mit Medusenknospen sehr kurz erledigt werden. Da er dauernd ein integrierender Abschnitt des ungeteilten polypoiden Gonanthen bleibt, so kann er weder als Knospe überhaupt, noch gar als eine modifizierte Medusenknospe aufgefaßt werden, abgesehen davon, daß von einzelnen medusoiden Teilen an ihm ebenso wenig zu sehen ist als bei andern Plumulariden und Sertulariden.

Vergleicht man nun die Gonanthen von *Plumularia setacea* mit denen der anderen Plumulariden und der Sertulariden, so kommt man zu denselben Ergebnissen wie bei der Untersuchung der verschiedenen Gonanthen von *Diphasia* (S. 131ff.). Ist es einmal festgestellt, daß die Keimsäcke der Gonanthen in diesen beiden Familien mit Knospen und mit einem medusoiden Bau nichts zu tun haben, so können sie einfach nach ihren tatsächlichen Zuständen, so wie sie sich uns in der individuellen Entwicklung darstellen, beurteilt werden. Nun haben sie sich überall als ursprünglich integrierende Teile der polypoiden Gonanthen erwiesen — weitere Bestätigungen bringen die nächsten Kapitel —, die sich im Verlauf der Stammesgeschichte allmählich vom Gonanthenstamm abzuschnüren begannen, so zwar, daß uns in den verschiedenen Arten ganz verschiedene Stufen dieses Prozesses unmittelbar vorliegen (a. a. O.). Der Ausgangspunkt dieser Reihe, nämlich der völlig ungeteilte Gonanth, begegnete uns allerdings bisher nur ausnahmsweise bei *Diphasia*, so daß man zunächst daran denken konnte, daß diese Ausnahmen unregelmäßige Rückbildungsprodukte und daher für eine stammesgeschichtliche Konstruktion nicht maßgebend seien. Bei *Plumularia setacea* zeigt sich nun aber jene Ausnahme als unbeschränkte Regel, so daß es ganz willkürlich wäre, hier von Rückbildung der Abschnürung zu reden. Dies wird noch ganz wesentlich durch die Befunde bei *Sertularella polyzonias* (S. 136, 137) bestätigt.

Bei *Sertularella* liegt nämlich die einzige Rückbildung eines Keimsacks vor, deren Existenz keine hypothetische, sondern eine unmittelbar greifbare, reale ist: die individuelle Entwicklung des Gonanthen zeigt uns dort den Keimsack in der ersten Anlage als Ausbuchtung, dann richtig abgeschnürt und zuletzt seinen vollständigen Schwund. Von einer bloßen Unterdrückung der Abschnürung ist dabei gar nichts zu sehen; um so weniger liegt also eine Veranlassung vor, eine solche regressive Metamorphose bei *Plumularia setacea* anzunehmen, nachdem es sich als evidente Tatsache herausgestellt hat, daß dieser Zustand eines völlig ungeteilten Gonanthen der ursprüngliche war. So ergibt es sich ganz unzweideutig, daß die ungeteilten Gonanthen von *Plumularia setacea* die älteste Form unter allen Plumulariden und Sertulariden sind, und daß folglich, wie ich es schon hervorhob (S. 125, 132, 137), der Gonanth der Thecaphoren ihr ursprünglicher, eigentlicher Keimträger war und teilweise noch ist[1].

Daran reiht sich ganz naturgemäß noch eine weitere Schlußfolgerung, nämlich die durch meine Terminologie bereits angedeutete und an andrer Stelle schon besprochene Homologisierung der Gonanthen der Athecata und der bezeichneten Thecaphora (S. 125). Nachdem es sich gezeigt hat, daß auch der gestielte Keimsack der Sertulariden und Plumulariden nur ein von den Hydranthen ererbtes polypoides

---

[1] Diese Auffassung wird natürlich dadurch nicht beeinträchtigt, daß einzelne Teile dieser Keimträger, wie die Deckenplatte und die Mantelhöhle, zu besonderen Funktionen, nämlich zur Eröffnung der Gonangien, zur Herstellung der Gallertgebilde u. ä. eingerichtet sind.

Organ der Gonanthen ist, folgt daraus notwendig, daß er nicht, wie bisher angenommen wurde, ein ursprüngliches und selbständiges Geschlechtsindividuum und als »Gonophor« dem ebenso genannten Geschlechtsindividuum der Athecata homolog sein kann. Und wenn anderseits der ganze Gonanth der Thecaphora samt dem Keimsack ein einziges polypoides Geschlechtsindividuum ist, kann er nur dem gleichen Geschlechtsindividuum der Athecata, d. h. ihrem Gonanthen homolog sein, mit der Maßgabe, daß der letztere stets einfach bleibt, der Gonanth der Thecaphora hingegen meist geteilt ist. Daß dies kein ursprüngliches und grundsätzliches Unterscheidungsmerkmal ist, beweisen die beschriebenen Zwischenformen, von denen insbesondere die Gonangien von *Plumularia setacea* die übrigen Gonangien mit den Gonanthen der Athecata unmittelbar verknüpfen.

Nach dieser Auseinandersetzung hat die Beibehaltung des Namens »Gonangium« für die Geschlechtsindividuen der Thecaphora scheinbar keinen rechten Zweck mehr, besonders da ihre kleinen Abweichungen von den Gonanthen der Athecata — Bildung der Deckenplatte und der Mantelhöhle, Verstärkung des Periderms zur »Gonotheca« — von untergeordneter Bedeutung und nicht einmal ständig sind. Da jedoch jener besondere Namen »Gonangium« zu keinerlei Mißverständnissen Veranlassung geben kann und bei den Campanulariden, wie sich zeigen wird doch nicht ganz entbehrlich ist, werde ich ihn für die die Geschlechtsindividuen enthaltenden Kapseln der Thecaphora beibehalten.

Die Gattung Aglaophenia (Taf. XII, XIII).

Die Gonangien aller hier besprochenen *Aglaophenia*-Arten sind bekanntlich gruppenweise in je eine »Corbula«, d. h. einen eigentümlichen Seitenzweig des Stammes eingeschlossen. Die Achse der Corbula oder der eigentliche Seitenzweig trägt die Gonangien reihenweise und erzeugt auf beiden Seiten die aufwärts gebogenen »Rippen«, die als seine modifizierten Hydranthen gelten (WEISMANN).

Die bisherigen Untersuchungen beziehen sich nur auf *Aglaophenia pluma*. ALLMAN berichtet ganz kurz (Nr. 3, S. 61), daß jedes weibliche Gonangium innerhalb der dünnen Gonotheca ein einfach schlauchförmiges, kurzes Blastostyl und ein Gonophor mit einem einzigen Ei enthalte, um das sich der Spadix (Entodermschlauch) wie bei *Eudendrium* herumkrümmt. Von den männlichen Gonangien wird nur angegeben, daß der Spadix in der Achse der Spermamasse gerade sei. — WEISMANN bestätigt ALLMAN im allgemeinen, fügt aber hinzu, daß das Blastostyl der männlichen Gonangien von *Aglaophenia pluma* durch das Gonophor verdrängt werde, und daß Sperma und Ei nur von einem dünnen Ectoderm überzogen würden, so daß ein medusoider Bau dieser Gonophoren nicht zu erkennen sei. Die beiderlei Keimzellen wandern aus dem Entoderm des Stammes ein und liegen im Gonophor außerhalb der Stützlamelle (Nr. 70, S. 191, 192).

Mir lagen weibliche *Aglaophenia myriophyllum* und *Aglaophenia helleri*, sowie männliche *Aglaophenia pluma* zur Untersuchung vor. Im Bau ihrer Gonangien stimmen diese drei Arten überein, wogegen ihre Corbulae verschieden sind, weit offen bei *Aglaophenia myriophyllum*, geschlossen bei den beiden andern Arten.

21. **Aglaophenia myriophyllum** (Taf. XII).

Da die offenen Corbulae dieser Art viel unvollkommener und primitiver sind als diejenigen andrer *Aglaophenia*-Arten, lassen sie die Bedeutung ihrer einzelnen Teile leichter erkennen. Daß die Corbula tatsächlich aus einem Seitenzweig hervorgeht, ist nicht nur durch ihre Lage, nämlich an der Stelle eines solchen Zweigs, wahrscheinlich, sondern auch dadurch ganz klar, daß ihr Stiel nicht selten merklich verlängert und dann mit einer ganzen Anzahl von gewöhnlichen sessilen Hydranthen besetzt ist, die genau so wie an einem normalen Seitenzweig eine einzige gerade Zeile bilden (Fig. 259). Diese Hydranthen hören aber dort auf, wo die biserial und alternierend angeordneten Rippen der Corbula auftreten, so daß es scheinen könnte, als wenn diese letzteren die Hydranthen wirklich vertreten und ihnen homolog wären. Dem widersprechen aber folgende Tatsachen.

Auch unter den nicht metamorphosierten Seitenzweigen des Stockes finden sich gelegentlich solche, deren Hydranthenreihe an einem Punkte aufhört und weiterhin durch alternierende Seitenzweige zweiter Ordnung ersetzt wird (Fig. 259), die nach Lage und Bildung mit den normalen Seitenzweigen erster Ordnung identisch sind und daher den einzelnen Hydranthen nicht homolog sein können. Schon die äußere Ähnlichkeit zwischen jenen sekundären Seitenzweigen und den wenig gebogenen schlanken Rippen der Corbula ven *Aglaophenia myriophyllum* (Fig. 260) läßt vermuten, daß die letzteren aus sekundären Seitenzweigen entstehen und die ganze Corbula folglich nicht aus einem normalen, sondern aus einem jener ungewöhnlichen Seitenzweige hervorgeht. Dies wird auch in der Tat durch den Bau und die Entwicklung der Rippen, sowie durch gewisse Abnormitäten derselben bestätigt.

Die erste Anlage einer Corbularippe ist nämlich nicht einfach ein sessiler Hydranth, sondern ein kurzer Zweig mit einem terminalen Hydranthen, über den der Zweig jedoch sehr bald hinauswächst und so die eigentliche Rippe bildet, deren regelmäßige Zacken durch eine Reihe von Nematophoren gebildet werden. Häufig gabelt sich der Zweig, und einmal sah ich ihn sogar zu einem normalen langen und mit Hydranthen dicht besetzten Seitenzweig auswachsen. Aus diesen Beobachtungen ergibt sich wohl zweifellos, daß die Rippen wirklich nur Modifikationen von Seitenzweigen zweiter Ordnung sind. Bei *Aglaophenia helleri* und *Aglaophenia pluma* ist dies kaum zu erkennen, weil die Rippen ihrer Körbchen sehr früh sich schildförmig verbreitern und miteinander zu verwachsen beginnen, was bei *Aglaophenia myriophyllum* ganz unterbleibt. Es ist aber kaum denkbar, daß jene geschlossenen Körbchen einen grundsätzlich andern Ursprung haben sollten als die unvollkommenen und offenen von *Aglaophenia myriophyllum.*

Die Gonangien von *Aglaophenia myriophyllum* sitzen in zwei Zeilen am Hauptzweig der Corbula, dicht an den Basen der Rippen und bisweilen sogar unmittelbar auf ihnen. Sie erhalten sehr früh ihre Eizellen, die, wie Weismann an *Aglaophenia pluma* feststellte (s. o.), aus dem Stamm einwandern, wo sie im Entoderm entstehen. Ich kann dies für *Aglaophenia myriophyllum* bestätigen. Doch verdient die Einwanderung dieser Eizellen eingehender geschildert zu werden. Vor allem ist es auffallend, in wie großer Zahl sie in die Corbula einwandern. Eine Corbula-Anlage, die noch keine Rippen gebildet hatte, enthielt bereits 30—40 Eizellen; in älteren Corbulae zählte ich 150—200 Eizellen jeder Größe, während auch in den größten Körbchen, die ich sah, nicht mehr als 20 und einige Gonangien vorhanden waren, die bekanntlich nur je eine Eizelle aufnehmen. Selbst wenn jede Corbula mehr als einen Satz von Gonangien erzeugen sollte, wofür aber noch jeder Anhaltspunkt fehlt, so genügt dies noch lange nicht zum Ausgleich jener Verschiedenheit in der Zahl der in der Corbula vorhandenen und der in die Gonangien einwandernden Eizellen; man muß also annehmen, daß der größte Teil der in einer Corbula angesammelten Eizellen gar nicht zur weiteren Entwicklung kommt, sondern früher oder später der Auflösung anheimfällt.

Diese Annahme wird ganz wesentlich unterstützt durch die Tatsache, daß eine nicht unerhebliche Zahl von Eizellen gar nicht im Hauptzweig der Corbula bleibt, sondern ganz regelmäßig in die Rippen eindringt, und zwar bis über deren halbe Länge hinaus (Fig. 260). Meist zählte ich in jeder Rippe sechs bis zehn Eizellen; in der schon erwähnten unregelmäßigen Corbula enthielt aber jede von den zwei unteren, ungewöhnlich starken Rippen gegen 100 verschieden große Eizellen, und einige waren selbst in die unteren Glieder des erwähnten normalen, d. h. nicht in eine Rippe umgebildeten Seitenzweiges der Corbula vorgedrungen. Allerdings müssen die letzteren Befunde als Ausnahmen bezeichnet werden; dadurch wird aber an der Tatsache nichts geändert, daß eine Einwanderung von Eizellen in die Rippen der Corbula ganz regelmäßig stattfindet und nicht etwa ein zufälliges Fehlgehen einzelner Eizellen bedeutet. Anderseits ersieht man aus jenen Ausnahmen, in wie hohem Maße dieses Fehlgehen sich unter Umständen steigern kann. — Ich will übrigens hier gleich hinzufügen, daß ich ähnliche Befunde auch bei *Aglaophenia helleri* erhielt; nur ist dort die Zahl der in die Rippen eindringenden und der im Hauptzweig überschüssig zurückbleibenden Eizellen geringer als bei *Aglaophenia myriophyllum.*

Da nun schon der Hauptzweig jeder Corbula so viele überflüssige und dem Untergang geweihte Eizellen enthält, bedarf es keiner weiteren Erörterung, daß auch die in die Rippen der Corbula vorgedrungenen Eizellen für die Fortpflanzung verloren sind. Dieser bedeutende und, worauf ein besonderes Gewicht zu legen ist, regelmäßige Verlust an Eizellen bei den genannten und wahrscheinlich auch noch andern Aglaophenien ließe sich bis zu einem gewissen Grade dadurch erklären, daß die Eigentümlichkeit dieser Gattung, in jedes Gonangium nur eine einzige Eizelle aufzunehmen, erst spät erworben wurde, während die frühere reichliche Produktion von Keimen im Stamm sich unverändert erhielt und daher jenen unverwendbaren Überschuß lieferte. Damit ist aber der merkwürdige Umstand nicht erklärt, daß die überschüssigen Eizellen nicht sämtlich im Hauptzweig der Corbula zurückbleiben, wo sich ihre Bestimmung entscheidet, sondern teilweise in die Rippen weiterwandern, und zwar zu einer Zeit, wann es entweder noch keine Gonangien gibt oder diese noch keine Eizellen aufgenommen haben. Um nicht immer nur Beispiele von *Aglaophenia myriophyllum* anzuführen, erwähne ich schon hier, daß ich eine junge Corbula von *Aglaophenia helleri* beobachtete, die sieben junge und noch leere Gonangien, daneben aber 16 Eizellen in ihren Rippen enthielt. Da nun die Gonangien an oder über der Basis der Rippen entstehen, so müssen jene Eizellen entweder schon vor der Entstehung der Gonangien über ihr erstes Ziel, die Rippenwurzel, hinausgeschossen sein, oder unmittelbar unter den noch leeren Gonangien in die Rippen weitergewandert sein. Beides liefert aber einen vollgültigen Beweis, daß ihre Wanderung unter keinen Umständen durch einen wie immer gearteten »Instinkt« notwendig auf ein bestimmtes Ziel, nämlich die Gonangien gerichtet sein kann, sondern vielmehr nur von äußeren Ursachen, also den Form- und Lagebedingungen der wachsenden Umgebung geleitet wird.

Dabei ist es natürlich keineswegs wunderbarer als irgendeine andre »zweckmäßige« Erscheinung, daß jene dirigierenden äußeren Bedingungen in der Regel dennoch die Füllung der Gonangien sichern. Denn, erstens wäre es beinahe wunderbarer, wenn von den zahlreichen Eizellen, die an der Basis der heranwachsenden Gonangien vorbeiwandern, nicht je eine einzelne in deren Inneres einlenkte; und selbst wenn es dazu einer besonderen Einrichtung bedurfte, so kann diese doch nicht in den ganz wenigen »auserwählten« Eizellen gesucht werden, sondern nur in der Anlage der Gonangien selbst, also wieder in gewissen äußeren Formbedingungen. Dann läuft aber auch die ganze »Zweckmäßigkeit« in unserm Fall wie auch sonst darauf hinaus, daß nur diejenige Organisation sich stammesgeschichtlich entwickeln konnte, die die Existenzfähigkeit der Art nicht in Frage stellte.

Diese Entwicklung der Form- und Lagebedingungen der von den Keimzellen durchwanderten Polypenteile ist nun, wie es scheint, bei den meisten Hydropolypenarten so weit gegangen, daß, abgesehen von einzelnen Ausnahmen, alle einmal erzeugten Keimzellen ihr Ziel erreichen; und selbst dann kann, wie ich es für die Medusen nachwies (S. 20 ff.), die rein mechanische Bestimmung der Wanderungsrichtung aufgedeckt werden. Die Aglaophenien zeigen dagegen noch eine besondere, lehrreiche Anpassung. Im allgemeinen kann man ja sagen, daß die Wanderung der Keimzellen im Cönosark seinem Wachstum entsprechend peripher, centrifugal gerichtet ist; so gelangen sie aus dem Stamm direkt oder durch Vermittlung der Zweige in die Medusen und Gonanthen, wobei nur wenige fehl und verloren gehen. Bei *Aglaophenia* steigern sich aber diese Verluste infolge der aufs äußerste herabgesetzten Aufnahmefähigkeit der Gonanthen ganz außerordentlich und zwar ganz regelmäßig; anderseits wirken die die Wanderung dirigierenden Bedingungen, wohl infolge der Entstehung der Corbula, bzw. ihrer Rippen, so unsicher, daß viele Eizellen an den Gonangien dicht vorbeigehen. Beide Erscheinungen gehören aber zusammen.

Die große Zahl der im Stamm erzeugten Keimzellen ist sicher ererbt, aber nur scheinbar zum größten Teil wirklich überflüssig; denn würde sie nur annähernd soweit reduciert als Gonangien entstehen, so würde bei jener unsichern Direktion wohl nur ein ganz kleiner Teil der Gonangien mit Eizellen besetzt werden und die Existenz der Species ganz ernstlich bedroht sein. Somit ist der große Überschuß der für die

Fortpflanzung direkt nicht erforderlichen Eizellen dennoch für dieselbe von größter Bedeutung dadurch, daß er gegenüber der Unsicherheit der Einwanderung der einzelnen Eizelle in ein Gonangium die Gewißheit bietet, daß von den vielen jedes Gonangium umlagernden Eizellen wenigstens eine den richtigen Weg findet.

Man denkt hier unwillkürlich an die Analogie bei dem Sperma, dessen gewaltige Überproduktion es vor allem sichert, daß jedes Ei wenigstens von einem Spermatozoon getroffen wird. Und so, wie in diesem Fall kommt auch bei der Einwanderung der Eizellen von *Aglaophenia* an ihre Reifungsstätte ein sie auf dieses normale Ziel richtender Instinkt nicht in Frage.

Ich wende mich jetzt zur Entwicklungsgeschichte der weiblichen Gonangien von *Aglaophenia myriophyllum*. Sie sind linsenförmig abgeplattet (Fig. 264) und von unsymmetrischer Gestalt, indem der scharfe Rand an der Rückenseite und am Scheitel konvex, an der Bauchseite aber gerade verläuft (Fig. 261). Die Gonotheca ist nur längs des Randes dünn, sonst aber von gewöhnlicher Stärke, wohl im Zusammenhange damit, daß die Gonangien von *Aglaophenia myriophyllum* nicht wie die dünnhäutigen Gonangien andrer Aglaophenien durch eine geschlossene Corbula geschützt werden, sondern zwischen den weit auseinanderstehenden Rippen ganz offen daliegen.

Das Ectoderm hebt sich nirgends von der Gonotheca ab. Der Entodermschlauch ist frühzeitig dem Rande der Gonotheca parallel gekrümmt, also an der Rückenseite konvex, ventral etwas eingebuchtet. Sobald die Eizelle ins Gonangium eingetreten und an jene ventrale Entodermbucht gelangt ist, beginnt dicht darüber eine Einschnürung des Schlauchs, die eine dorsale, in sein früheres Scheitelende auslaufende Röhre von einem ventralen Ast trennt und allmählich bis an den Stiel des Gonanthen vordringt (Fig. 262). Es ist klar, daß die dorsale Röhre den entodermalen Abschnitten des Halses und der Deckenplatte, der ventrale Ast dem Entodermschlauch des Keimsacks der bisher beschriebenen Thecaphoren entspricht. Der ventrale Entodermast umwächst die Eizelle von oben her mit der bekannten hakenförmigen Krümmung; der dorsale Ast folgt dieser Krümmung ganz genau.

Das Ectoderm ist an den Schmalseiten des Gonanthen, besonders am Rücken und Scheitel ansehnlich verdickt und zugleich so vacuolisiert, daß es ebenso wie bei *Plumularia setacea* sich teilweise in ein Zellennetz mit Intercellularsubstanz verwandelt (Fig. 261, 264). Rund um das vorgewölbte Ei spaltet sich das Ectoderm schon vor der Abschnürung des ventralen Entodermastes in zwei Schichten; diese Spaltung dringt aber so langsam dorsalwärts vor, daß, nachdem die Abschnürung des ventralen Ectodermastes von der dorsalen Röhre vollendet ist, das zwischen sie beide vorgedrungene Ectoderm noch solid, ungespalten erscheint. Auf dieser vorgeschrittenen Entwicklungsstufe gibt es also erst einen abgeschnürten Entodermschlauch wie bei *Diphasia*, aber noch immer keinen aus Entoderm und eignem Ectoderm bestehenden abgeschnürten Keimsack. Erst später, wenn das Ei sich der Reife nähert, setzt sich die erwähnte Spaltung des Ectoderms auch in jenen Zwischenraum zwischen beiden Entodermästen fort, so daß das Bild eines vollständig abgeschnürten Keimsacks ähnlich wie bei *Sertularia* und *Plumularia echinulata* vorliegt. Damit ist aber die Homologie dieser beiderlei Keimsäcke noch keineswegs gesichert.

Es hängt nämlich alles von der Deutung der beschriebenen beiden Ectodermschichten von *Aglaophenia myriophyllum* ab. Die innere überzieht nicht nur die Eizelle und den ventralen Entodermschlauch, sondern dringt auch in die Fuge zwischen ihnen ein und kapselt daher die Eizelle vollständig in ein ectodermales Gewebe ein; sie verhält sich also genau so wie ein Innenectoderm. Die äußere Ectodermschicht, die von der inneren deutlich absteht und an der Deckenplatte, der Halsröhre und am Stiel des Gonanthen in dessen ursprüngliches Ectoderm übergeht, erinnert dadurch zunächst an eine Tunica, jene äußerste Hülle, die nicht nur die meisten Keimsäcke, sondern selbst die echten Medusenknospen von *Obelia* und *Clytia* umschließt, aber sich überall nur als eine accessorische und morphologisch belanglose Bildung erweist. Diese beiden Deutungen eines Innenectoderms und einer Tunica als einziger Ectodermschichten des Gonanthen von *Aglaophenia myriophyllum* lassen sich aber nicht miteinander vereinigen; denn da wir ein Innenectoderm nur als ein Abspaltungsprodukt des eigentlichen Ectoderms kennen, das dann als Außenectoderm zurückbleibt, so ist ein Innenectoderm ohne ein Außenectoderm an einem Keimsack ein Unding. Eine von beiden Deutungen muß also falsch sein: ist die Tunica richtig gedeutet, so muß die innere Schicht einem ungeteilten eigentlichen Ectoderm des Keimsacks entsprechen, und umgekehrt muß, wenn das fragliche Innenectoderm seinen Namen mit Recht trägt, die vermeintliche Tunica das Außenectoderm sein, von dem sich eine Tunica noch nicht abgelöst hat. Für die Entscheidung kommt nun folgendes in Betracht.

An der festgeschlossenen innern Ectodermschicht habe ich nirgends Spuren einer Spaltung in zwei Schichten gefunden, wohl aber an der äußern Schicht, die an einzelnen Stellen deutlich zweiblätterig erscheint.

Das häufigste Vorkommnis dieser Art ist eine weite Höhlung in der äußeren Ectodermschicht, die nach Form und Lage vollkommen mit der Mantelhöhle von *Plumularia setacea* übereinstimmt, aber abwärts freilich in unregelmäßige Spalträume ausläuft (Fig. 262). Allerdings habe ich eine solche Mantelhöhle bei *Aglaophenia helleri* und *Aglaophenia pluma* nicht wieder angetroffen, aber um so beständiger und vollkommener bei der nahverwandten *Antennularia ramosa* (s. u., Fig. 273); sie ist also keine bedeutungslose Zufälligkeit, sondern wirklich das Homologon der Mantelhöhle andrer Thecaphora. Dies begründet aber die Annahme, daß die äußere Ectodermschicht der Gonanthen von *Aglaophenia* die Elemente eines Außenectoderms und einer Tunica in sich vereinigt, und die innere Schicht ein echtes Innenectoderm (Parectoderm) darstellt. Der abgeschnürte Keimsack von *Aglaophenia myriophyllum* besteht also nur aus Entodermschlauch und Innenectoderm und entwickelt sich innerhalb des in seiner Lage unveränderten, an der Abschnürung nicht beteiligten primären Ectoderms des ganzen Gonanthen, d. h. der Keimsack von *Aglaophenia* entspricht ganz und gar dem abgeschnürten »inneren« Keimsack von *Diphasia.*

Über den Mangel einer Medusenähnlichkeit an den Keimsäcken dieser und andrer *Aglaophenia*-Arten brauche ich kein Wort zu verlieren, da eine solche sogar von WEISMANN vermißt wurde.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung der Gonangien von *Aglaophenia myriophyllum* schrumpft der dorsale Entodermrest immer mehr zusammen, ohne sich jedoch zu verkürzen; der dadurch vergrößerte übrige Raum des Gonangium wird von dem wachsenden Keimsack ausgefüllt (Fig. 263). Später atrophieren auch der zum Keimsack gehörende ventrale Entodermast und das Innenectoderm, um dem reifenden Ei und dem daraus sich entwickelnden Embryo Platz zu machen.

22. Aglaophenia helleri (Taf. XIII).

Die weiblichen Gonangien dieser Art unterscheiden sich nur in untergeordneten Dingen von denen der *Aglaophenia myriophyllum.* Sie haben im Zusammenhange mit ihrer Einschließung in eine sehr vollkommene Corbula nur eine ganz dünne Gonotheca und sind von birnförmiger Gestalt (Fig. 270). Die Verdichtung des ventralen Ectoderms und seine Sonderung in zwei Schichten beginnt schon vor der Spaltung des Entodermschlauchs in die beiden Äste, von denen der ventrale übrigens nicht über die Eizelle hinauswächst und gerade bleibt; der dorsale Ast verhält sich genau so wie bei *Aglaophenia myriophyllum.*

Eine Aufblätterung des Außenectoderms habe ich an den Gonanthen von *Aglaophenia helleri* nicht bemerkt; doch kann nicht daran gezweifelt werden, daß dieses und das Innenectoderm vollkommene Homologa der gleichnamigen Schichten von *Aglaophenia myriophyllum* sind.

Über die Einwanderung von Eizellen in die Rippen der Corbula von *Aglaophenia helleri* habe ich schon berichtet (S. 160). — Die Embryonalentwicklung verläuft bei dieser Art ebenfalls im Gonangium.

23. **Aglaophenia pluma** (Taf. XIII).

Die männlichen Gonangien von *Aglaophenia pluma* schließen sich den weiblichen Gonangien der voranstehend beschriebenen *Aglaophenia*-Arten eng an. Die erste Entwicklung jener Gonangien geht ebenso wie bei *Aglaophenia helleri* noch in der offenen Corbula vor sich; immerhin ist die Gonotheca des birnförmigen Gonangium so dünn wie das homologe Periderm an den Gonanthen der Athecata.

Die Knospung der Gonangien beginnt, so wie es Weismann von *Plumularia* schilderte, mit einem frei hervortretenden Ectodermknopf, in den sodann ein Entodermzipfel einwächst (Fig. 265). Alsbald wandern die Spermatoblasten aus dem Entoderm der Corbula in das junge Gonangium ein und sammeln sich dort in dem noch ziemlich geraden Entodermschlauch so an, daß sie ungefähr in seiner Mitte einen Halbgürtel um die Epithellage des Entoderms bilden und sie nach innen einbuchten (Fig. 266). Daß sie noch vollständig innerhalb des Entoderms in das Gonangium eintreten, läßt sich an dessen stielförmiger Basis leicht feststellen. Auch über die genannte Zone der Spermatoblasten zieht die ursprüngliche Grenzlamelle glatt hinweg; doch zeigt sich gleichzeitig, wenn auch noch etwas weniger vollständig, eine ebensolche Grenzlamelle zwischen der Spermatoblastenzone und dem Entodermepithel, die sich später verstärkt und am Rande der Zone in die übrige Grenzlamelle zwischen Ecto- und Entoderm ausläuft, während das Stück derselben, das nach außen von der Spermatoblastenzone lag, verschwindet.

So kommt also diese Zone außerhalb des Entoderms zu liegen, ohne daß sie eine Ortsveränderung vornimmt, was namentlich dadurch bestätigt wird, daß die vorhin beschriebene, durch die Zone bewirkte Einschnürung des Entodermepithels und mithin des bleibenden Entodermschlauchs erhalten bleibt. Ein aktives Durchwandern der Spermatoblasten durch die ursprüngliche Grenzlamelle findet nicht statt und die zwischen Hodenmasse und Entoderm nachweisbare Grenzlamelle ist eine Neubildung.

Wie aus den folgenden Entwicklungsstufen ersichtlich ist, entspricht das blinde Ende des Entodermschlauchs dem oberen Ende des dorsalen Entodermastes (Deckenplatte, Hals) der beschriebenen weiblichen Gonanthen von *Aglaophenia myriophyllum* und *Aglaophenia helleri*, und die bauchige Erweiterung des Schlauches unter der Spermatoblastenmasse der Kuppe des ventralen Entodermastes, die jene Masse wie einen Zwerchsack trägt (Fig. 267). Bevor aber die eigentliche Trennung beider Äste begonnen hat, hat sich das die Spermatoblastenmasse bedeckende Ectoderm in die zwei Schichten, Innenectoderm und Außenectoderm gespalten, die sich weiterhin genau so verhalten wie an den genannten weiblichen Gonanthen, und daher ebenfalls die Existenz eines aus dem »Blastostyl« hervorknospenden selbständigen »Gonophors« ausschließen. Die Abschnürung des Keimsacks von *Aglaophenia pluma* bleibt vielmehr ebenso wie bei *Aglaophenia myriophyllum* und *Diphasia* eine innere Bildung des Gonanthen, an der sein eigentliches (Außen-) Ectoderm keinen Anteil hat.

Der dorsale Entodermast krümmt sich am Scheitel ebenso wie in den weiblichen Gonanthen und atrophiert ebenfalls frühzeitig, ist aber als Strang noch in reifen Gonangien zu erkennen (Fig. 268). Der ventrale Entodermast befindet sich später in der Achse der Hodenmasse, da er während seiner Abspaltung gewissermaßen in sie hineinwächst. Er bleibt jedoch nicht gerade, wie die früheren Beobachter angeben, sondern krümmt sich am Ende ebenfalls, aber wie ich zu sehen glaube, nicht parallel dem Dorsalast, sondern in abweichender Richtung (Fig. 269).

24. **Antennularia ramosa** (Taf. XIII).

Von den *Antennularia*-Arten ist bisher nur die *Antennularia antennina* bezüglich ihrer Gonangien von WEISMANN untersucht worden (Nr. 70, S. 188—190). In ihren weiblichen Gonangien fand WEISMANN ein Blastostyl mit zur Seite gebogener Deckenplatte und ein von dessen Wurzel entspringendes Gonophor mit einer einzigen, aus dem Entoderm des Stammes eingewanderten Eizelle. Das Blastostyl schwindet jedoch frühe, und der Embryo entwickelt sich innerhalb des Gonangium. »Die dünne Hülle, welche die Eizelle umgibt«, setze sich aus den bekannten vier Schichten der Medusenglocke zusammen. In den männlichen Gonangien scheine das Blastostyl von vornherein rudimentär zu sein; die Hülle des Gonophors bestehe aus einer einzigen Ectodermlage, doch seien die Spermatoblasten in ein ectodermales Stroma eingebettet.

Die von mir untersuchten weiblichen Gonangien von *Antennularia ramosa* stimmen mit denen von *Antennularia antennina* in vielen Dingen vollkommen überein (vgl. HINCKS, WEISMANN). So besitzen die beiderlei Gonangien eine hornförmig gekrümmte Gestalt mit stark konvexer Bauchseite, ferner eine dorsalwärts gewandte subapicale Delle ihrer Gonotheca, die sich zuletzt in eine Öffnung verwandelt. Die Gonanthen beider Arten bestehen aus einer breiten Deckenplatte und einem bis zum Gonanthenstiel abgeschnürten Keimsack mit nur einer einzigen Eizelle. Man sollte daher meinen, daß die Gonanthen beider Arten auch in andrer Hinsicht sich im ganzen gleich verhalten. Dennoch decken sich WEISMANNS Angaben über *Antennularia antennina* vielfach nicht mit meinen Befunden an *Antennularia ramosa.*

Schon an den jüngsten Gonangien von *Antennularia ramosa* tritt die erwähnte hornförmige Gestalt in der Hauptebene deutlich hervor (Fig. 271); doch läßt sie sich unschwer auf die dreieckige oder kreiselförmige Gestalt der meisten übrigen Gonangien zurückführen. Die schräg dorsal gestellte Endfläche, die in die später hervortretende Delle übergeht, und der die Deckenplatte des Gonanthen von innen anliegt, entspricht natürlich dem regelmäßigen Scheitel andrer Gonangien und wird wohl durch das überwiegende Wachstum der Bauchseite in jene dorsale Lage verschoben. Übrigens neigt sie mehr oder weniger stark nach der rechten Seite hinüber, was an Querdurchschnitten besonders deutlich wird (Fig. 275).

An den nächstälteren Gonangien sah ich mehr als einmal, so daß eine Monstrosität ausgeschlossen sein dürfte, eine knopfförmige Ausstülpung des oberen Randes der Deckenplatte nach außen vorragen, wobei es zweifelhaft blieb, ob die unmeßbar dünne apicale Gonotheca an jener Stelle mit hervorgehoben oder aufgelöst war (Fig. 272). Die Bedeutung dieser bald schwindenden Bildung ist mir unbekannt geblieben.

Später greift der Rand der Deckenplatte in den kantig hervortretenden Rand der schon erwähnten Delle der Gonotheca hinein, so daß der bleibende Zusammenschluß beider Gebilde ganz zweifellos ist; wie denn auch bei andern Thecaphora die Eröffnung der Gonangien ganz allgemein über der Deckenplatte erfolgt. Ich muß daher die Deutung WEISMANNS bezweifeln, der in den Gonangien von *Antennularia antennina* die ganze Deckenplatte nicht unter der Delle der Gonotheca, sondern davor an der konvexen Bauchseite des Gonangium zu sehen meint, so daß die Öffnung desselben sich dorsalwärts von der Deckenplatte bildete. Dieser Gegensatz der *Antennularia antennina* zu *An-*

tennularia ramosa und allen übrigen Thecaphora wird auch durch die bezügliche Abbildung WEISMANNS (Nr. 70, Taf. IX, Fig. 9) kaum genügend begründet erscheinen, da sie nicht einen wirklichen Mediandurchschnitt, sondern nur einen optischen Durchschnitt eines »Tinktionspräparats« darstellt, was nach meiner Erfahrung nur selten ein einwandfreies Bild ergibt.

Schon bevor die Eizelle aus dem Entoderm des Stammes in den Gonanthen eingewandert ist, zeigt sich eine ganz beträchtliche Verdickung des Ectoderms an der konvexen Bauchseite des Gonangium; mit dieser auffallenden Asymmetrie des Gonanthen wird es wahrscheinlich zusammenhängen, daß die Eizelle stets an dieselbe (Bauch-) Seite gelangt. Ist dies geschehen, so zeigt sich sehr bald dasselbe Bild, das die jungen Gonangien von Plumularien und Aglaophenien darbieten (Fig. 272). Die Eizelle tritt aus dem Niveau des Entoderms nach außen hervor und wird dann an drei Seiten vom Ectoderm umfaßt. Zugleich sondert sich der zur Deckenplatte gehörende, breit abgeplattete Abschnitt des Entodermschlauchs[1] von dessen ganz geradem Hauptteil ab, und das Ectoderm der Bauchseite schichtet sich so, wie es bis zum Ende bleibt. Die ectodermalen Teile des Keimsacks sind also fertig gebildet, bevor seine Abschnürung auch nur andeutungsweise begonnen hat.

Jene Schichtung des Ectoderms ist nach den angeführten Beobachtungen an *Aglaophenia* leicht zu verstehen (S. 164). Die innerste Schicht, das Innenectoderm, überzieht die ganze weit vorragende Oberfläche der Eizelle und beginnt bereits unter die letztere vorzudringen. An seinem Rande hängt das Innenectoderm mit dem Ectoderm des übrigen Gonanthen zusammen, aber nicht unmittelbar mit dem eigentlichen Außenectoderm; denn dieses entspringt in einigem Abstande vom Keimsack, an der Deckenplatte, am Stiel und an der Rückenseite des Gonanthen. Über dem Außenectoderm zeigt sich eine ziemlich weite Mantelhöhle, deren Decke oder eben die Tunica sich abwärts an das Außenectoderm anlegt.

Die Abschnürung des Keimsacks wird dadurch eingeleitet, daß der Entodermschlauch sich gegen die Eizelle ausbuchtet, wodurch sie teils abgeplattet, teils eingedrückt wird (Fig. 273). Diese Ausbuchtung des Entoderms schnürt sich alsdann von oben her nach unten fortschreitend von der Halsröhre ab, wobei das Innenectoderm den abgeschnürten Teil überkleidet und allmählich auch die entodermale Seite der Eizelle umhüllt. Das Außenectoderm behält seinen früheren Zusammenhang mit dem Gonanthen, also auch mit der ganzen dorsal abgeschnürten Halsröhre, so daß der abgeschnürte Keimsack von *Antennularia ramosa* sich ganz unzweideutig innerhalb des Gonanthen befindet, d. h. ein »innerer Keimsack« ist.

---

[1] Die Schlußwand der entodermalen Deckenplatte ist außerordentlich verdünnt.

Während der Abschnürung des Keimsacks verändert sich sein Entodermschlauch nur insofern, als er sich unterhalb der Eizelle ebenfalls ausbuchtet (Fig. 274); im übrigen bleibt er cylindrisch, so daß die Eizelle an seiner Seite etwas eingedrückt erscheint (Fig. 275). Ist die Abschnürung so weit gediehen, daß der Keimsack nur noch durch einen Stiel mit der Wurzel des übrigen Gonanthen zusammenhängt, dann beginnen Deckenplatte und Halsröhre zu schrumpfen, bis die erstere zu einer dünnen Scheibe unter der Delle der Gonotheca, und der Hals zu einem soliden Strang geworden ist. Unterdessen ist die Eizelle so stark gewachsen, daß sie den Entodermschlauch des Keimsacks überragt, die Mantelhöhle zusammendrückt und überhaupt den größten Teil des Raums bis an die Deckenplatte für sich in Anspruch nimmt. Das Außenectoderm ist alsdann nicht mehr zu unterscheiden; doch habe ich es nicht entscheiden können, ob es sich mit der Tunica vereinigt oder einfach aufgelöst hat. Der Keimsack ist jedenfalls nur vom Innenectoderm umhüllt.

Ist der abgeschnürte Keimsack von *Antennularia ramosa*, wie gezeigt wurde, ein innerer, d. h. in das ursprüngliche Ectoderm, also auch in den Gonanthen selbst eingeschlossen, so fehlt natürlich jede Möglichkeit, ihn mit einer aus dem »Blastostyl« hervortretenden Knospe zu vergleichen. Dazu kommt, daß alle wesentlichen Teile der angeblichen Knospe fertig vorliegen, bevor ihre Sonderung, nämlich die Abschnürung des Keimsacks auch nur begonnen hat. — Wie endlich in dem stets einschichtigen Innenectoderm, dem einzigen ectodermalen Bestandteil des innern Keimsacks die vier »dicht aufeinandergepreßten Schichten der Medusenglocke«, wie WEISMANN das Innenectoderm bezeichnet (Nr. 70, Figurenerklärung zu Taf. IX, Fig. 9), unterschieden werden könnten, bleibt mir unerfindlich. Der Keimsack der weiblichen *Antennularia ramosa* hat im Zusammenhange damit, daß er als innere Bildung des Gonanthen nichts mit einer Knospe gemein hat, auch keine Spur eines Medusenbaues[1].

---

[1] Nach WEISMANN kommen in den männlichen Gonangien von *Antennularia antennina* zwei ectodermale Schichten des Keimsacks vor, das den Hoden durchsetzende Stroma und seine äußere Hülle; zweifellos ist dies dasselbe Innenectoderm, das ich von den weiblichen Gonangien von *Antennularia ramosa* beschrieb.

Je größer das Ei in dem weiblichen Gonangium von *Antennularia ramosa* wird, desto mehr rückt es gegen die künftige Öffnung der Gonotheca vor, während die übrigen Teile des Gonanthen atrophieren und sich in den Grund der Kapsel zurückziehen (Fig. 276). Unterdessen ist der Rand der Delle der Gonotheca zu einer kurzen, ganz dorsal gerichteten Röhre vorgewachsen, die sich öffnet. Das kuglig gewordene reife Ei nimmt alsdann die obere Hälfte der Kapsel über den geschrumpften, aber verdickten Resten des Gonanthen ein.

Überblick über die Entwicklung der Gonangien der Sertulariden und Plumulariden.

Trotz der Mannigfaltigkeit in der Gonangienbildung dieser beiden Familien läßt sich einiges Gemeinsame für sie feststellen, wodurch sie sich von den Halecioiden und Campanulariden, wie sich zeigen wird, ganz wesentlich unterscheiden.

1) Nirgends zeigt der Weichkörper der Gonangien der Sertulariden und Plumulariden zweierlei Individuen im Sinne eines Blastostyls und freier Knospen desselben. Auch der am vollständigsten gesonderte und gestielte Keimsack von *Sertularia* und einiger Plumularien ist schon vor seiner Abschnürung mit allen wesentlichen Teilen als integrierender Körperabschnitt des Gonanthen vorhanden, so daß die Abschnürung allein ihm den Charakter einer Knospe nicht verleihen kann. Und dies um so weniger, als der Keimsack des Gonanthen in dem Bruchsack oder wenigstens der asymmetrischen Bildung der Hydranthen aller Sertulariden und Plumulariden vorgebildet ist.

2) In der Mehrzahl der untersuchten Sertulariden und Plumulariden ist ferner der Keimsack überhaupt kein freier Anhang des Gonanthen, da er — vom Mantel ganz abgesehen — innerhalb des nicht mit abgeschnürten Ectoderms des Gonanthen eingeschlossen, also eine innere Bildung desselben bleibt. Und unter diesen Arten bilden nur die Diphasien p. p., die Aglaophenien und Antennularien mehr oder weniger abgeschnürte »innere Keimsäcke«, wogegen in einigen Gonangien von *Diphasia* und in allen von *Plumularia setacea* die Abschnürung ganz unterbleibt. Hierzu kommt *Sertularella*, deren rudimentärer »innerer Keimsack« durch eine Neubildung im Gonanthen selbst ersetzt wird.

3) Da jene überhaupt nicht abgeschnürten, im ungeteilten Gonanthen zurückbleibenden Keimsäcke mit den ersten Entwicklungsstufen

der übrigen identisch sind, so stellen sie unter allen Umständen den ursprünglichen Zustand der Gonangien dar, nämlich einen in die Gonotheca eingeschlossenen, ungeteilten polypoiden Gonanthen.

4) Dies verbindet die Gonanthen der Sertulariden und Plumulariden mit den ebenfalls polypoiden und ungeteilten Gonanthen der Athecata (S. 125, 156), schließt aber gleichzeitig die Abstammung aller dieser Gonanthen von Medusen aus.

25. Halecium tenellum var. mediterranea (Taf. XIV).

Diese Varietät ist erst von Weismann beschrieben worden (Nr. 70, S. 160—162). Die Gonangien enthalten nur je ein Gonophor, das ganz unten am Blastostyl mit kurzem Stiel entspringt. Die Deckenplatte ist anfangs breit, stülpt sich später nach innen ein und erhält eine Öffnung, über der auch die Gonotheca durchbricht. Die im Entoderm des Stammes entstehenden Keimzellen dringen in die Gonophoren ein und durchbohren dort die Grenzlamelle; eine dünne Zellenschicht überzieht den Spadix (Entodermschlauch) und die Keimzellen, und ihr schließt sich außen eine zweite Ectodermschicht an. Die erstere entspreche dem Ectoderm eines Medusenmanubrium, die andre einer Medusenglocke.

In den weiblichen Gonophoren drängt der Spadix am Scheitel die Eizellen zur Seite, »überzogen bloß vom Ectoderm. Dieses bläht sich hier durch eine — wie es scheint — gallertartige Ausscheidung zu einer pelottenförmigen Blase auf, deren Bedeutung mir nicht ganz klar wurde. Wenn die Deckenplatte sich zurückzieht und das Blastostyl schrumpft, dann legt sich diese Pelotte an Stelle der Deckenplatte dicht an die Gonotheca. Vermutlich dient sie zur Verlötung und vielleicht Durchbohrung derselben, denn bald nachher erfolgt die Befruchtung der Eier durch von außen eingedrungenes Sperma und dann verkleinert sich rasch die Pelotte und schwindet bald vollständig. Zugleich zieht sich der Spadix aus dem Gonophor zurück und die Eizellen, welche inzwischen vom Ectoderm des Manubrium ganz umwachsen worden sind, ordnen sich innerhalb der dünnen Glockenwand zu einer einzigen Säule an, um nun ihre Entwicklung zum Embryo zu beginnen«. Auch in den männlichen Gonophoren durchbohrt der anfangs allseitig von Sperma umgebene Spadix den Hoden.

Bei *Halecium halecinum*, dessen Gonangien sich ebenso verhalten, will Weismann die Zusammensetzung der äußeren Gonophorenhülle aus drei Blättern, den Schichten der Medusenglocke, gesehen haben, und nimmt daher auch bei *Halecium tenellum* denselben Bau der Gonophoren an (Nr. 70, S. 164).

Ich habe die von Weismann beschriebene Varietät von *Halecium tenellum* ebenfalls auf *Eudendrium*-Stöckchen, die aus Neapel stammen, gefunden. Die Gonangien beiderlei Geschlechts entwickeln sich anfangs durchaus gleich, gehen aber auf den späteren Entwicklungsstufen dadurch auseinander, daß in den weiblichen Gonanthen gewisse Neubildungen auftreten, die schon auf die Campanulariden hinweisen. Die beiderlei Keimzellen stammen, wie Weismann angibt, aus dem Entoderm des Stammes.

Die jüngsten männlichen Gonangien sind birnförmig, mit einem größeren distalen Abschnitt, der von einem gleichmäßig gekrümmten Rande umschrieben ist, und mit einem kleineren, kegelförmigen proximalen Abschnitt (Fig. 285). Dann plattet sich das Gonangium etwas ab und erhält in der Haupt- und Medianebene einen scharfen Rand (Fig. 293); der konvexe obere Rand wird während des fortschreitenden Wachstums flacher und der bezeichnete distale Abschnitt verhältnismäßig kleiner, während der proximale, nunmehr annähernd dreieckige Abschnitt zum Hauptteil des Gonangium auswächst (Fig. 286, 287).

Jene jüngsten Gonangien enthalten noch keine Keimzellen, und ihr Ectoderm und Entoderm bestehen noch aus einer einzigen Epithellage, die jedoch nur im Entoderm gleichmäßig erscheint (Fig. 285). Das Ectoderm ist längs des konvexen Randes viel dicker als weiter abwärts und an der künftigen Bauchseite springt es gewissermaßen zapfenförmig gegen den Entodermschlauch vor, wodurch er dort eingeschnürt und so in zwei Abschnitte geteilt wird. Der obere breite Abschnitt gehört zur Deckenplatte, die untere Ausbuchtung zum Keimsack, und die, beide Teile verbindende Einschnürung zum Halsabschnitt. Außen zieht das ungesonderte Ectoderm allerdings noch glatt über jene vor- und einspringenden Teile des Entoderms hinweg; immerhin ist dann die Sonderung des Keimsacks wenigstens am Entoderm eingeleitet, und es ist bemerkenswert, daß dies geschieht, bevor die Keimzellen eingewandert sind und das Ectoderm differenziert ist.

Noch in einer andern Beziehung unterscheidet sich die Entwicklung des Keimsacks von *Halecium tenellum* von den entsprechenden Vorgängen der Sertulariden und Plumulariden: es fehlt sein Homologon und Vorbild bei den Hydranthen von *Halecium*. Denn diese zeigen keine Spur eines Bruchsacks, wie ihn die Hydranthen der Sertulariden und Plumulariden ganz allgemein besitzen und auf die Gonanthen vererbt haben, wo er als Keimsack wieder erscheint. — Alle diese Besonderheiten in der Entstehung des Keimsacks von *Halecium* sind aber, wie sich später zeigen wird, von nicht zu unterschätzender Bedeutung.

Auf der nächstfolgenden Entwicklungsstufe vollzieht sich die Einwanderung der Spermatoblasten in die Gonanthen von *Halecium* (Fig. 286). Sie scheinen im Stiel des Gonanthen noch von allen Seiten her ins Entoderm vorzurücken; bald sammeln sie sich aber in dessen Keimsackausbuchtung und im Grunde des Entodermepithels so an, daß sie nach außen innerhalb des ursprünglichen konvexen Konturs des Entoderms und innerhalb der Grenzlamelle bleiben, nach innen aber sich immer schärfer von dem übrigen Epithel sondern und es einbuchten. Dies geschieht ferner nicht in einer geschlossenen, kappenförmigen Schicht, sondern von Anfang an in Gestalt eines Ringes, so daß das Entoderm etwas seitlich und in cylindrischer Form durch den Ring hindurch bis an das Ectoderm reicht. Dies ist das spätere apicale Ende des Entodermschlauchs, das folglich den Hoden nicht zu durchbrechen braucht, vielmehr zu jeder Zeit frei vorragt.

Die ringförmige Hodenmasse tritt also zunächst gar nicht aus dem Niveau des Entoderms hervor, durchbricht auch niemals die Grenzlamelle; dagegen entsteht zwischen dem Hoden und dem Entodermepithel eine neue Grenzlamelle, indessen die alte, den Hoden außen überdeckende Lamelle allmählich undeutlich wird, aber erst nachdem beide Lamellen einige Zeit nebeneinander bestanden haben. Die Lageveränderung des Hodens vollzieht sich also durchaus passiv.

Während das Entoderm des Keimsacks mit der Hodenanlage sich bauchig vorwölbt, und das Entoderm der Deckenplatte sich schirmförmig darüber ausbreitet, entwickelt sich die besondere ectodermale Hülle des Keimsacks. Der zapfenförmige Vorsprung des Ectoderms, der zwischen jenen Entodermteilen liegt, verwandelt sich während der Ausdehnung dieser ihn begrenzenden Teile in eine Platte, die sich in zwei Schichten spaltet; und diese Spaltung setzt sich nicht nur über den ganzen Umfang des Keimsacks, sondern auch noch darüber hinaus auf den Stiel des Gonanthen fort. Die innere Ectodermschicht überzieht also den Keimsack, und geht ohne abzusetzen in die Ectodermhülle der übrigen Teile des Gonanthen, der Deckenplatte, des Halses und des Stiels über; bei der Abschnürung des Keimsackentoderms dringt sie zusammen mit dem Ectoderm der Halsröhre als Falte zwischen die beiden Entodermteile ein (Fig. 286, 287). Die äußere Schicht, die vom Rande der Deckenplatte entspringt und an der Halsröhre und dem Stiel sich mit dem übrigen Ectoderm wieder vereinigt, erweist sich, wie wir sehen werden, in den weiblichen Gonangien von *Halecium* ganz zweifellos als eine Tunica, wie sie in der Regel bei andern Thecaphora vorkommt; es kann also dieselbe Schicht der männlichen Gonangien nicht anders gedeutet werden. Folgerichtig muß die Ectodermschicht des Keimsacks als eine Fortsetzung des eigentlichen und einheitlichen Ectoderms des Gonanthen und der in der Mantelhöhle gelegene Keimsack von *Halecium* als freier Anhang des Gonanthen wie bei *Sertularia*, *Plumularia echinulata* u. a. aufgefaßt werden, anders wie die nicht freien inneren Keimsäcke von *Diphasia*, *Aglaophenia* und *Antennularia*.

Stellenweise habe ich allerdings Spuren einer Spaltung jenes einfachen Keimsackectoderms gesehen; doch kann diesen vereinzelten und unregelmäßigen Erscheinungen eine besondere Bedeutung nicht zugesprochen werden, und dies um so weniger, als auch einige Campanulariden ein gleiches ungeteiltes Keimsackectoderm besitzen. Regelmäßig ist also das Ectoderm des Keimsacks von *Halecium* eine einfache Schicht, an deren Außenseite sich übrigens eine deutliche Grenzlamelle befindet.

Die geschilderte Organisation des männlichen Keimsacks von *Halecium* beweist zur Genüge, daß er nicht die geringste Medusenähnlichkeit hat und keineswegs ein »reduciertes Medusoid« darstellt, wie Weismann meint. Dieser Irrtum erklärt sich wenigstens teilweise dadurch, daß Weismann die Tunica, deren Existenz er sonst nicht erwähnt, irrigerweise zum Keimsack rechnete; sonst kämen nicht einmal die bestimmt angegebenen zwei Ectodermschichten des Keimsacks heraus.

Anfangs scheint das Keimsackectoderm von *Halecium* den Entodermschlauch und die Hodenanlage glatt zu überziehen, ohne in die letztere einzudringen; auch später kann man an der intakten, dichten Hodenmasse nichts von einem Zwischengewebe erkennen (Fig. 288). Zufällig traf ich aber in einer Durchschnittsserie auf eine Stelle in einem reifen Hoden, wo die Spermatozoen aus irgendeinem Grunde auseinandergetreten waren, und da zeigte sich als Fortsetzung des oberflächlichen Ectoderms ein weitmaschiges Füllgewebe, das die ganze Dicke des Hodens durchsetzte (Fig. 289). Dies läßt sich natürlich nur so erklären, daß das oberflächliche Ectoderm allmählich in die Hodenmasse einwächst.

Die weitere Entwicklung der männlichen Gonangien von *Halecium* ist sehr einfach. Während ihre schon erwähnte Gestaltveränderung Platz greift, und der Endabschnitt mit der Deckenplatte schmäler und flacher wird, schreitet die Abschnürung des Keimsacks fort, bis er schließlich nur noch durch einen kurzen Stiel mit dem Basalabschnitt oder vielmehr Stiel des Gonanthen zusammenhängt (Fig. 288). Zugleich streckt er sich so, daß die freie Spitze seines Entodermschlauchs an den Scheitel zu liegen kommt. Die Hodenmasse breitet sich über dem Schlauche aus und bildet zuletzt einen annähernd cylindrischen Mantel um ihn. In solchen im Umriß birnförmigen, aber immer noch mit einem scharfen medianen Rande versehenen Gonangien schwinden Deckenplatte und Hals bis auf spärliche Reste, während der von seiner Grenzlamelle scharf konturierte Keimsack den dadurch frei werdenden Raum einnimmt. Auf seinem Scheitel sehe ich eine ganz dünne Ablagerung von Gallertsubstanz der Grenzlamelle aufliegen und selbst unter Einstülpung der letzteren unregelmäßig in den Keimsack eindringen. Es könnte dies eine Verschmelzung des Scheitels des Keimsacks mit demjenigen der Gonotheca und die Eröffnung beider zum Austritt des Sperma vorbereiten.

Die weiblichen Gonangien. Anfangs zeigen sie keinen andern Unterschied von den männlichen Gonangien, als daß statt des Spermatoblastenringes eine Anzahl von Eizellen in kleinen Mulden des Entoderms eingesenkt erscheinen. Der sich frühzeitig abschnürende Bruchsack des Entoderms wird wie in den männlichen Gonangien von einer einheitlichen Ectodermschicht überzogen, die nach außen eine deutliche Grenzlamelle trägt und durch eine Spalthöhle von der äußeren Ectodermschicht getrennt ist (Fig. 290). Der Umstand, daß sich in dieser Höhle wie bei *Sertularia* und *Plumularia* Gallertschichten über dem Keimsack absondern, bezeugt schon ziemlich sicher, daß sie eine Mantelhöhle darstellt; und dies wird dadurch bestätigt, daß die äußere, sie umschließende Ectodermschicht durch ein ganz besonderes, weiter unten zu beschreibendes Merkmal sich als das Homologon der Tunica der Campanulariden ergibt. Folglich ist die einfache Ectodermschicht des Keimsacks, wie es schon für die männlichen Gonangien vorweggenommen wurde, das einfache, ungespaltene Gonanthenectoderm.

Sobald die Eizellen sich in dem abgeschnürten Keimsack vergrößern, treten sie aus dem Niveau des Entoderms heraus, werden von dem stark aufgelockerten und umfänglichen Ectoderm umwachsen und ganz in dasselbe eingebettet (Fig. 293). Bei ihrem weiteren Wachstum scheinen sie den Entodermsack sehr unregelmäßig einzubuchten. Sobald man sich aber nicht an einzelne Durchschnitte hält, sondern jenen Sack aus der ganzen Durchschnittsserie körperlich rekonstruiert, gewinnt man eine ganz andre Vorstellung. Denn er erscheint dann so vielfach verzweigt, bisweilen sogar in zwei bis drei Äste gespalten, daß man diese so lebhaft an die Entodermschläuche von *Cordylophora* erinnernde Bildung nur auf aktive Wachstumsvorgänge des Entoderms zurückführen kann, mögen auch die großen Eizellen seine Zweige und Äste mehr oder weniger zusammendrücken (Fig. 291, 292).

Die Angaben WEISMANNS über die Eröffnung des weiblichen Gonangiums seien durch folgende Beobachtungen ergänzt. Die »pelottenförmige« Gallerte entsteht nicht im Ectoderm des Keimsacks, sondern über ihm, wobei der Scheitel des Keimsacks unter Verdünnung der Grenzlamelle knopfförmig hervortritt (Fig. 290). Die Vermutung WEISMANNS, daß der Gallertpfropf mit dem eingesenkten Scheitel der Gonotheca verschmilzt, kann ich bestätigen. Während dieses Vorgangs schwindet die Deckenplatte. Nach der Verschmelzung löst sich die Gonotheca an derselben Stelle, nämlich in der nabelförmigen Vertiefung auf, die feste, membranartige Oberschicht des Gallertpfropfs geht in die Ränder der Gonotheca über und er selbst liegt mit seiner oberen Fläche frei da, die ganze Öffnung ausfüllend (Fig. 291). Diese ganze Bildung des Gallertpfropfs dürfte aber kaum nur zur Eröffnung der Gonotheca bestimmt sein, denn eine solche erfolgt doch auch in den männlichen Gonangien, deren Gallerte doch nur rudimentär auftritt. Dagegen erklärt viel wahrscheinlicher die analoge Gallertbildung von *Plumularia setacea* auch die Gallerte in den weiblichen Gonangien von *Halecium* als eine Vorrichtung zur Einsaugung des Sperma.

Die älteren Beobachter (vgl. HINCKS, Nr. 45, S. 221) geben an, daß in mehreren *Halecium*-Arten die weiblichen Gonangien je zwei vollentwickelte Hydranthenköpfchen aus dem distalen Ende des Gonanthen hervorwachsen ließen. Bei *Halecium tenellum* var. habe ich ebenso wie WEISMANN diese Eigentümlichkeit der Gonangien vermißt. Obgleich über die Entstehung jener Hydranthenköpfchen nichts Näheres bekannt ist, erscheint sie immerhin als ein Seitenstück zu der Verwandlung der entleerten Gonanthen von *Cordylophora lacustris* und *Rhizogeton fusiforme* in Hydranthen (S. 111) und daher als ein weiteres Zeugnis für den polypoiden Charakter der Gonanthen überhaupt und der Thecaphora im besonderen.

Dagegen ist eine andre merkwürdige Bildung der weiblichen Gonanthen, die ich bei *Halecium tenellum* var. ständig antraf, und die wohl auch bei andern Arten derselben Gattung vorkommen dürfte, bisher völlig übersehen worden. Sobald die weiblichen Gonangien von *Halecium* *tenellum* sich gestreckt haben, und die Gallertmasse über dem Keimsack erschienen ist, beginnen am Basalabschnitt der Gonanthen dort, wo die Halsröhre und der Mantel entspringen, röhrige Fortsätze des Entodermschlauchs in jenen Mantel hineinzuwachsen. Es geschieht dies in der Weise, daß, wo eine solche Röhre vordringt, eine Wucherung des Ectodermmantels stattfindet und die Röhre umscheidet. Diese Röhren steigen in verschiedenen Meridianen des Mantels in die Höhe bis an die in Rückbildung begriffene Deckenplatte, wo sie meist blind enden (Fig. 291—293). Die erste Röhre schien mir in der Regel ventral gegenüber der Halsröhre zu entstehen; dazu kommen zwei seitliche Röhren. Doch ist der Verlauf keineswegs regelmäßig, indem sie nach verschiedenen Seiten ausbiegen; auch verzweigt sich die eine oder andre, wie denn auch gleichzeitig die Halsröhre des Gonanthen kurze Seitenzweige hervortreiben kann. Sobald gegen das Ende der Embryonalentwicklung der im Keimsack eingeschlossenen Eier Deckenplatte und Halsröhre der Auflösung anheimfallen, bilden sich auch die beschriebenen Röhren und der sie tragende Ectodermmantel zurück.

Diese eigentümlichen Entodermröhren kommen nun nicht etwa bloß bei den weiblichen Gonanthen von *Halecium tenellum* vor, sondern nach meinen Erfahrungen ebensowohl bei *Campanularia hincksi* und *Campanularia calyculata.* Und zwar liegen sie dort innerhalb einer ectodermalen Hülle, die nach Ursprung und Lagebeziehungen mit dem Mantel nicht nur der übrigen Campanulariden, sondern auch der Sertulariden und Plumulariden vollkommen übereinstimmt, so daß sie durchaus den Namen der »Mantelröhren« verdienen. Dadurch wird aber auch die Deutung der von solchen Röhren durchzogenen äußeren Ectodermschicht der weiblichen Gonanthen von *Halecium* und folgerichtig derselben Schicht der männlichen Gonanthen sichergestellt.

Sobald die Mantelröhren von *Halecium* fertig hergestellt sind, lassen sie sich schwer von der in denselben Mantel eingeschlossenen Halsröhre des Gonanthen unterscheiden; und alle diese Teile stellen alsdann ein einheitliches Ganzes dar, das zweifellos eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Medusenglocke hat. Natürlich ist diese Ähnlichkeit bloß eine rein äußerliche, da weder der Mantel die zwei Ectodermschichten einer Medusenglocke besitzt, noch seine Entodermröhren (Halsröhre, Mantelröhren) alle gleichen Ursprungs sind; aber auch abgesehen davon hätte jene Ähnlichkeit schon deshalb keine Bedeutung, weil sie sich eben auf den Mantel bezieht und nicht auf den in ihn eingeschlossenen Keimsack, der für die stammesgeschichtlichen Beziehungen zu den Hydromedusen allein in Frage kommt.

Von einem medusoiden Bau ist jedoch am weiblichen Keimsack von *Halecium* nichts zu entdecken. Wenn Weismann annimmt, daß die weiblichen Keimsäcke von *Halecium tenellum* var. »eine aus drei Blättern zusammengesetzte Glockenwand besitzen«, weil er eine solche Schichtung bei *Halecium halecinum* gesehen zu haben glaubt (Nr. 70, S. 162), so bestätigt sich jene Annahme nicht; das Keimsackectoderm ist stets eine einheitliche Schicht. Und auch bei *Halecium halecinum* dürfte die Sache anders liegen als Weismann angibt, indem er den von ihm sonst nicht erwähnten Mantel, wie aus der Beschreibung hervorgeht, mit zum Keimsack gerechnet hat, und dieser Mantel, wo er verdickt und aufgelockert ist, leicht mehr als eine Schicht vortäuschen kann. — Der Irrtum endlich, daß unter den vermeintlichen drei Schichten die mittlere eine Entodermlamelle sei, bedarf nach allen vorausgegangenen Auseinandersetzungen keiner erneuten Widerlegung.

Halecium unterscheidet sich in der Gonangienbildung nicht unwesentlich von den Sertulariden und Plumulariden. Bei diesen letzteren vollzieht sich die Entwicklung des Keimsacks in der Hauptsache vor seiner Abschnürung, d. h. bevor er aufgehört hat, ein integrierender Abschnitt des ungeteilten Gonanthen zu sein; und diese enge Zugehörigkeit zum Gonanthen wird dadurch bekräftigt, daß er als Homologon des Bruchsacks der Hydranthen derselben Hydropolypen zu gelten hat. *Halecium* verhält sich in der ersteren Beziehung umgekehrt. Die Entwicklung seines Keimsacks beginnt mit einer knospenähnlichen Ausbuchtung des Entoderms an dem geweblich noch völlig indifferenten Gonanthen; und diese Indifferenz erhält sich noch während der Abschnürung, da der Keimsack alsdann keine andern Teile zeigt als der übrige Gonanth: ein einfach schlauchförmiges Entoderm mit den eingelagerten Keimzellen und ein ebenso einfaches Ectoderm. Erst später durchsetzt und umspinnt das Keimsackectoderm die Keimzellen, und dann kommt wenigstens in den weiblichen Gonangien die Verzweigung und Verästelung des Entodermschlauchs hinzu.

Durch den ganzen Verlauf dieser Entwicklung entfernt sich der Keimsack von *Halecium* vom Zustande eines differenzierten Gonanthenabschnitts, der sich nachträglich bloß abschnürt, und nähert sich dem Zustande einer aus dem Gonanthen hervorwachsenden und sich erst dann allmählich differenzierenden Knospe. Und dieser Eindruck wird noch verstärkt durch den Umstand, daß den Hydranthen von *Halecium* der Bruchsack als Vorläufer des abgeschnürten Keimsacks fehlt. Diese beiden Eigentümlichkeiten nebst der Verzweigung und Verästelung des Entodermschlauchs in den weiblichen Keimsäcken von *Halecium* sind aber lauter Merkmale, die ebenfalls allen Campanulariden zukommen, den Sertulariden und Plumulariden jedoch fehlen; und selbst die Mantelröhren von *Halecium* finden sich nur in einigen Campanularia-Arten wieder. Daher erscheint *Halecium* gewissermaßen als Vorstufe der bereits vollkommene Gonanthenknospen und Medusen erzeugenden Campanulariden und anderseits als Bindeglied zwischen diesen und den Sertulariden und Plumulariden. Dagegen fehlt in meinen Befunden jeglicher Anhaltspunkt, um in den Keimsäcken von *Halecium* rückgebildete Medusen auch nur zu vermuten.

26. **Campanularia verticillata** (Taf. XIV, XV).

Die bisher noch nicht näher untersuchten Gonangien dieser Campanularie sitzen in wirtelförmigen Gruppen am Stamm, sind im ausgewachsenen Zustande flaschenförmig und in beiden Geschlechtern von einem eigentümlich verschiedenen inneren Bau.

Die jüngsten männlichen Gonangien erweitern sich vom kurzen Stiel aus kegelförmig und besitzen eine eingesenkte Endfläche, an der die Gonotheca sehr dünn bleibt (Fig. 294). Die Gonanthen füllen anfangs das Gonangium ganz aus. — Ähnlich wie bei *Halecium* zeigt sich der Keimsack unsrer *Campanularia* sehr früh als Anhang des Gonanthen, nämlich bevor die Spermatoblasten das Entoderm des Basalabschnitts des Gonanthen verlassen haben, wohin sie aus deren Stiel und wie mir scheint, aus dem Stamm des Polypen gelangen. Das Entoderm des Keimsacks bildet alsdann eine breite aber flache Tasche, die vom Entoderm der Deckenplatte nur durch einen engen Zwischenraum getrennt ist, den eine Fortsetzung des Ectoderms einnimmt. Diese letztere ist aber so gespalten, daß ein Blatt dem Entoderm der Deckenplatte, das andre jener Keimsacktasche anliegt, die Spalthöhle aber nach außen geschlossen ist, indem das einfache Ectoderm des Gonanthen glatt über den Rand jener Höhle und die Keimsacktasche hinzieht.

Dasselbe habe ich noch an etwas älteren Gonangien angetroffen, deren Spermatoblasten bereits in den Keimsack einzuwandern begonnen hatten; denn in einer Serie schräger Durchschnitte, die gleichzeitig die Deckenplatte und den Keimsack getroffen hatten, zeigt sich der Verschluß der Spalthöhle nach außen ebenso deutlich wie das einfache ursprüngliche Ectoderm an der Außenseite der Entodermtasche (Fig. 295). Doch ist es an denselben Durchschnitten nicht zu verkennen, daß die genannte Spaltung des Ectoderms zwischen Deckenplatte und Keimsack sich eben anschickt, auf die Außenseite des Keimsacks vorzurücken und ihm auf diese Weise eine eigne Ectodermschicht zu schaffen. Nach einiger Zeit ist diese Spaltung im ganzen Umfange des Keimsacks vollendet, und zwischen beiden Ectodermschichten eine scharf ausgeprägte Grenzlamelle gebildet, die auch dort, wo die Schichten dicht aneinanderliegen, sie zu unterscheiden gestattet. — Unterdessen schreitet die Abschnürung des Keimsacks an seiner Dorsalseite bis an den dünnen Stiel des Gonanthen fort, ohne daß eine entsprechende Abschnürung von unten her erfolgt.

Die Übereinstimmung dieser Entwicklungsvorgänge mit denen, die sich in den männlichen Gonangien von *Halecium* abspielen, liegt auf der Hand. Die erste Sonderung des Keimsacks von *Campanularia verticillata* gleicht ebenso wie diejenige von *Halecium* insofern einer Knospung, als er sich nicht im ungeteilten Gonanthen differenziert und erst darauf abschnürt, sondern als völlig indifferenter Taschenanhang des Gonanthen entsteht und erst während der fortschreitenden Abschnürung seine definitiven Teile entwickelt. Auch die Spaltung des Ectoderms an den Gonanthen von *Campanularia verticillata* erzeugt dieselben Schichten wie bei *Halecium*. Denn die Spalthöhle der ersteren füllt sich in den weiblichen Gonangien ebenfalls mit einem Gallertkegel (Fig. 302) und erweist sich dadurch als eine Mantelhöhle; folglich ist die äußere Ectodermschicht eine Tunica, und die innere, den Keimsack einhüllende das eigentliche ungeschichtete Ectoderm, das am Stiel des Keimsacks vom Gonanthen auf diesen übergeht.

Mit dem ganzen Gonangium wachsen und strecken sich auch seine Hauptteile, der Gonanth mit seinem Mantel und der darin eingeschlossene Keimsack (Fig. 296). Frühzeitig schrumpft die Halsröhre zu einem Strange zusammen und beginnt zu atrophieren; viel später zieht sich das distale Ende des Gonangium zusammen, wobei der scharfe Rand der Gonotheca verschwindet und nur der innerhalb desselben befindliche Scheitel mit der daran haftenden Deckenplatte in das schmale Endstück übergeht (Fig. 299). Endlich löst sich auch die Deckenplatte von der Gonotheca ab, um wie in andern ähnlichen Gonangien sich allmählich aufzulösen.

Die innere Entwicklung des männlichen Keimsacks von *Campanularia verticillata* beginnt damit, daß der platte Entodermschlauch Einbuchtungen erhält, die zuerst in seiner oberen Hälfte zu einer Spaltung in drei aufsteigende Röhren führen (Fig. 296). Sie entspringen oft in ungleicher Höhe, so daß tiefere Querdurchschnitte alsdann nur zwei

Lichtungen zeigen; weiter oben habe ich stets drei Röhren angetroffen (Fig. 297). Unterhalb ihres Ursprungs laufen ihre Lichtungen in Rinnen des ungeteilten Entodermschlauchs aus, die durch mehr oder minder deutliche Längsfalten oder Täniolen getrennt sind (Fig. 298). Diese drei Entodermröhren spalten sich allmählich abwärts bis zur Wurzel des Keimsacks voneinander ab, indem die Täniolen über der Rinne zusammenfließen, und treten während seines Wachstums immer weiter auseinander; dabei können sie an ihrer Außenseite von dem Ectoderm überzogen bleiben oder es so verdrängen, daß sie die Grenzlamelle berühren (Fig. 297).

Der durch das Auseinandertreten der Entodermröhren entstandene und sich allmählich vergrößernde centrale Zwischenraum zwischen ihnen wird beständig von der Hodenmasse ausgefüllt. Die in den Entodermschlauch des Keimsacks eingewanderten Spermatoblasten sammeln sich an der Basalseite des Epithels an, um es dann in ähnlicher Weise zu verlassen, wie ich es von *Aglaophenia pluma* beschrieb (S. 165). Dies geschieht aber nicht gleichmäßig im ganzen Umfange des Entodermschlauchs und weiterhin seiner drei Äste, sondern in Anpassung an die von den letzteren freigelassene und von dem Ectoderm überdeckten Zwischenräume. Daher füllt die Spermatoblastenmasse zuerst die Einbuchtungen aus, die zwischen den in Trennung begriffenen Entodermröhren entstehen und nach vollendeter Trennung den centralen Hauptraum zwischen den drei Röhren, ohne diese außen zu umgreifen. Offenbar bestimmt also das selbständig wachsende Entoderm die Verteilung der Hodenmasse und insbesondere seine Einwanderung von der Peripherie in das Innere des Keimsacks.

Gleichzeitig mit dem Austritt der Spermatoblasten aus dem Entoderm, wobei sie zwischen das letztere und die Ectodermhülle des Keimsacks gelangen, lösen sich von der letzteren einzelne Zellen ab, dringen zwischen die Spermatoblasten ein und stellen so ein das Spermarium durchsetzendes netzartiges Füllgewebe her, das sich auch später an Stellen, wo die Spermazellen fehlen, deutlich nachweisen läßt (Fig. 299). So gelangen die männlichen Keimzellen aus dem Entoderm in das Ectoderm, das wiederum der Keimmasse folgend, zwischen den Entodermröhren bis ins Innere des Keimsacks vorrückt. Doch trennt sich das den Hoden durchsetzende ectodermale Füllgewebe ebensowenig wie bei *Halecium* von der an der Außenseite des Keimsacks zurückbleibenden Ectodermhülle ab: eine Sonderung von Außenectoderm und Innenectoderm findet bei *Campanularia verticillata* nicht statt.

Es verdient noch erwähnt zu werden, daß ich an einem männlichen Gonangium eine große Anzahl dichtgedrängter Spermatoblasten in dem ventralen Abschnitt des Mantels antraf, so daß er dort merklich verdickt erschien. Daß sie dort zur weiteren Entwicklung und Umbildung in reifes Sperma hätten gelangen können, halte ich für ausgeschlossen; vielmehr scheint mir da der analoge Fall von fehlgegangenen Keimzellen vorzuliegen, wie in den Corbulae der *Aglaophenia,* wo ganz regelmäßig zahlreiche Eizellen in die Rippen einwandern, um dort früher oder später zugrunde zu gehen.

Von den weiblichen Gonangien der *Campanularia verticillata* habe ich leider nur vorgeschrittenere Entwicklungsstufen untersuchen können. Die äußere Gestalt war flaschenförmig; der ovale Keimsack nahm die zwei unteren Dritteile des Gonangium ein und saß wie die männlichen Keimsäcke gerade auf dem Stiel des Gonanthen, von dem auch die lange Halsröhre ausging (Fig. 302). Diese und die Deckenplatte zeigten sich in verschiedenen Graden der Rückbildung. Der Mantel stand namentlich über dem Keimsack recht weit von ihm ab, und der letztere war durch eine deutliche Grenzlamelle von der Mantelhöhle getrennt. Auf dem Scheitel des Keimsacks erhob sich ein Gallertkegel, von dessen Basis eine ganz dünne Fortsetzung sich über den Keimsack abwärts erstreckte. In den ältesten Gonangien nahm dieser Gallertkegel oft beinahe die ganze Mantelhöhle ein und reichte bis dicht an das Rudiment der Deckenplatte (Fig. 306); ich halte es daher für wahrscheinlich, daß er zuletzt wie ein Pfropf in die Öffnung des Gonangium einwächst (vgl. *Halecium*).

Der Keimsack besteht aus dem Entodermschlauch, den ihm angeschlossenen Eizellen und dem diese Teile umhüllenden Ectoderm. — Der Entodermschlauch ist an seiner Wurzel durch drei bis vier Täniolen eingekerbt und teilt sich darüber in ebensoviele Äste, die aus den Magenrinnen zwischen den Täniolen aufsteigen (Fig. 305, 306). Sie durchziehen den Keimsack der Länge nach und halten sich dabei meist an die Außenwand (Fig. 300, 301). Diese Entodermäste sind aber nicht gerade und gleichmäßig cylindrisch wie in den männlichen Keimsäcken, sondern unregelmäßig gekrümmt, von verschiedener Länge und hier und da mit kurzen Seitenzweigen besetzt. Kurz, diese Entodermäste des weiblichen Keimsacks von *Campanularia verticillata* haben die größte Ähnlichkeit mit denen der weiblichen Gonanthen von *Cordylophora lacustris.*

Die Eizellen sind in der Regel mit einer Seite einer Entodermröhre unmittelbar angeschlossen und werden nur an den übrigen Seiten, also niemals allseitig vom Ectoderm umscheidet. Diese bei den gonangienbildenden Thecaphoren ungewöhnliche Lagerung der Eizellen zwischen Ectoderm und Entoderm könnte die Frage veranlassen, zu welcher von beiden Schichten sie zu rechnen sind? — Ihre Keimstätte ist mir nicht bekannt; ich halte sie aber nach dem Ausweis der meisten Thecaphora und namentlich andrer Campanulariden (*Campanularia flexuosa, Campanularia calyculata*) für eine entodermale. Daß sie in den älteren Gonangien von *Campanularia verticillata* durch eine Grenzlamelle vom Entodermepithel getrennt sind, beweist noch keineswegs, daß dies die ursprüngliche Grenzlamelle ist, die sie durchbrechen, um so in den Bereich des Ectoderms zu kommen; denn von dem Ectoderm sind sie ebenfalls durch eine Grenzlamelle getrennt. Und da sie nicht allseitig vom Ectoderm umschlossen werden, was bei den meisten andern Hydropolypen die ectodermale Lage der aus dem Entoderm stammenden Eizellen unzweideutig bezeugt, so bleibt die aufgeworfene Frage für *Campanularia verticillata* ebenso unentschieden wie für andre noch zu erwähnende Thecaphora.

Das Keimsackectoderm der weiblichen *Campanularia verticillata* weicht in merkwürdiger Weise von demjenigen der männlichen Keimsäcke derselben Art ab. Unter den mir vorliegenden weiblichen Gonangien konnte ich, obgleich sie sämtlich der Reife nahe waren, immerhin zwei Altersstufen unterscheiden, indem einige von ihnen noch mit einer deutlichen Deckenplatte und Halsröhre versehen waren, die andern statt dessen nur strangförmige Reste beider Teile besaßen, also entschieden älter waren als die ersteren (Fig. 305, 306). Der Keimsack war in allen Gonangien von einer starken Grenzlamelle umschlossen, und die Entodermröhren berührten mit seltenen Ausnahmen diese Lamelle unmittelbar, so daß eine ununterbrochene Ectodermschicht an der Außenseite des Keimsacks nicht bestand. Alle übrigen peripherischen und centralen Zwischenräume zwischen den Entodermröhren mit den ihnen angeschlossenen Eizellen wurden vom Ectoderm eingenommen, das jedoch in den beiderlei Gonangien sich verschieden verhielt.

In der unteren Hälfte der jüngeren Keimsäcke füllte es jene Räume größtenteils als dichte Masse aus (Fig. 300); an der Peripherie war es jedoch stellenweise so ausgehöhlt, daß der Hohlraum von einer epithelartigen Ectodermschicht ausgekleidet war. In der oberen Hälfte derselben Keimsäcke erstreckte sich die Aushöhlung auch auf die centralen Teile des Ectoderms; doch war die epitheliale Wandbekleidung vielfach unregelmäßig, stellenweise verdickt und ohne eine glatte Oberfläche. — In den älteren Gonangien (Fig. 301) war die Aushöhlung des Keimsackectoderms in allen Teilen so weit fortgeschritten, daß sich nur noch in einigen Zwickelräumen verdickte Stellen des Epithels und gelegentlich die Höhlung durchsetzende Scheidewände vorfanden.

Aus dem Vergleich dieser beiden Entwicklungsstufen der weiblichen Keimsäcke von *Campanularia verticillata* darf man schließen, daß ihr Ectoderm ursprünglich durchweg eine solide Masse bildete, die sich von oben nach unten fortschreitend in der angegebenen Weise aushöhlt. Diese Annahme erhält ihre Bestätigung durch die Befunde bei *Campanularia hincksi* (s. u.), wo ich die allmähliche Aushöhlung des Keimsackentoderms in jüngeren Gonangien feststellen konnte. Ebenso bestimmt läßt sich behaupten, daß das Ectoderm der weiblichen Keimsäcke von *Campanularia verticillata* anfangs die ganze Außenseite des Sacks, also auch der Entodermröhren ununterbrochen überzieht und erst nachträglich die bezeichneten Unterbrechungen durch jene Röhren erfährt. Denn nicht nur die beobachteten männlichen Keimsäcke derselben Species, sondern überhaupt alle bisher untersuchten Keimsäcke der Thecaphora besitzen gleich nach ihrer Sonderung vom Gonanthen einen solchen zusammenhängenden ectodermalen Überzug; und auch in den beschriebenen weiblichen Keimsäcken von *Campanularia verticillata* wird, wie schon angedeutet, eine oder die andre Entodermröhre vom ausgehöhlten Ectoderm ganz umfaßt und von der Grenzlamelle getrennt, was doch wohl nur als Rest seiner ursprünglichen Ausbreitung gelten darf. Wenn man also die Unterbrechungen der oberflächlichen Ectodermschicht des Keimsacks, wo sie wie z. B. gerade in den männlichen Keimsäcken unsrer Species vorkommen, als sekundäre Bildungen kennt, so muß dasselbe auch für die gleiche Erscheinung an den weiblichen Keimsäcken gelten.

Läßt man daher bei der Deutung der Teile und ihrer Zustände die sekundären Abänderungen billigerweise unberücksichtigt, so muß man das ganze ungeteilte Ectoderm der weiblichen Keimsäcke ebenso auffassen wie dasjenige der männlichen, nämlich als eine kontinuierliche Außenschicht derselben, von der während der Entwicklung der inneren Zwischenräume Fortsetzungen in diese hineinwuchsen, genau so wie das Füllgewebe in den Hoden eindringt. Erst in der Folgezeit zeigt sich die Besonderheit der weiblichen Keimsäcke darin, daß ihr Ectoderm sich durchweg aushöhlt; und da es zugleich ebenso wie in den männlichen Keimsäcken an der Außenseite der Entodermröhren in der Regel verschwindet, unterbrochen wird, erscheint es wie ein Sack, in den die Entodermröhren mit den Eizellen von außen eingesenkt sind.

Von einer Zweischichtung dieses Ectoderms kann man aber nicht reden.

Vergleichen wir nun die Keimsäcke von *Campanularia verticillata* nach ihrer Organisation mit denen der vorstehend beschriebenen Thecaphora, so fällt vor allem die Verästelung des Entodermschlauchs bei *Campanularia verticillata* auf. Die meisten jener Thecaphora besitzen in ihren Keimsäcken ganz einfache Entodermschläuche, die nur im weiblichen Geschlecht durch die auswachsenden Eizellen unregelmäßig eingebuchtet werden. Ausnahmen traf ich nur bei *Plumularia echinulata* und *Halecium*. Es ist klar, daß die terminale Spaltung des Entodermschlauchs in den männlichen Keimsäcken von *Plumularia echinulata* (Fig. 256) nicht von den andrängenden Spermatoblasten herrühren kann; denn unter ganz gleichen Umständen fehlt diese Verästelung allen übrigen männlichen Keimsäcken. Sie muß daher ihre Ursachen im Entodermschlauch selbst haben. Noch bestimmter tritt die selbständige Entwicklung des verzweigten und bisweilen in zwei bis drei Äste gespaltenen Entodermschlauchs bei den weiblichen *Halecium* hervor (Fig. 291); und bei *Campanularia verticillata* besteht vollends kein Zweifel, daß ihre drei bis vier teilweise ganz glatten, peripherischen Entodermröhren in allen Keimsäcken beider Geschlechter aus einem bestimmt gerichteten Wachstum des Entoderms selbst hervorgehen.

Nach der bisherigen Auffassung (ALLMAN, WEISMANN) ist jeder Entodermschlauch eines Gonanthen (Athecata) oder eines Keimsacks (Thecaphora) ein einfacher oder verzweigter »Spadix«, und zwar im Sinne einer Homologie mit dem Spadix echter Medusen. Ich habe schon mehr als einmal Gelegenheit gehabt, diese Ansicht für die einfachen Schläuche zu widerlegen (S. 66, 76, 85, 94, 128); ebensogut läßt sich aber nachweisen, daß der in mehrere Röhren gespaltene Entodermschlauch der Keimsäcke von *Campanularia verticillata* mit einem verzweigten Spadix nichts gemein hat. Dies ergibt sich schon aus der folgenden Überlegung. Wollte man nämlich jenes Keimsackentoderm unsrer *Campanularia* für einen modifizierten Spadix erklären, so folgte daraus, daß der ganze Keimsack, der nur aus diesem angeblichen Spadix und dem die Keimzellen einschließenden oder sie überdeckenden ungeschichteten Ectoderm besteht, lediglich einem isolierten keimtragenden Manubrium entspräche, ohne die geringste Andeutung einer ihn umgebenden Glockenhöhle und Umbrella. In einem solchen Manubrium würde aber niemand die Elemente eines Medusenbaues, geschweige ein Zeugnis für seine Abstammung von einer Meduse und für die Homologie seiner Entodermteile mit einem Spadix erblicken wollen. Die Untersuchung des fertigen Keimsacks von *Campanularia verticillata* liefert also für diese angebliche Homologie ein durchaus negatives Ergebnis. Anderseits führt uns aber die vergleichende Entwicklungsgeschichte beider Keimbehälter, jenes Keimsacks und einer vollkommenen Hydromeduse und zunächst ihres Entoderms, zu einem ganz andern, positiven und befriedigenden Resultat.

Die jüngste, noch völlig indifferente Medusenknospe stimmt mit der ersten Anlage des Keimsacks von *Campanularia verticillata* durchaus überein: beide erscheinen als gestielte Ausstülpungen der zweischichtigen Wand ihres polypoiden Trägers, mit einem einfachen Entodermschlauch und einer ihn überziehenden Ectodermschicht. In der Medusenknospe wachsen darauf die Radialschläuche aus dem Scheitel des Entodermschlauchs hervor, in die dieser Schlauch in der Folgezeit größtenteils aufgeht, so daß man sie als eine Zerspaltung oder Verästelung desselben bezeichnen kann. Genau dasselbe findet bei *Campanularia verticillata* statt, wenn man davon absieht, daß die Zahl der Äste in der Regel etwas abweicht (drei statt vier). In beiden Fällen liegen ferner die Äste oder Entodermröhren peripher um einen centralen, von ectodermalen Teilen und Keimzellen ausgefüllten Raum, wobei das Fehlen eines Spadix im Keimsack von *Campanularia* gar nicht in Betracht kommt; denn er gehört keineswegs zu den fundamentalen Teilen einer Hydromeduse, wie schon sein spätes Auftreten in der Medusenknospe, noch mehr aber der Umstand beweist, daß er in sonst vollkommenen Medusen ohne jede Andeutung einer Rückbildung fehlen kann (s. *Campanularia calyculata* u. a.).

Nun könnte man allerdings die Ähnlichkeit der Radialschläuche der Medusen und der Entodermröhren von *Campanularia verticillata* für eine rein zufällige, äußerliche erklären; ich glaube jedoch nachweisen zu können, daß auch der Ursprung beider Bildungen derselbe ist.

Für die Medusen der Athecata habe ich es festgestellt, daß ihre Radialschläuche aus Fortsetzungen und Umbildungen der Täniolen und der dazwischenliegenden Magenrinnen hervorgehen; und da die Medusenknospen irgendwie, direkt oder indirekt aus Hydranthen entstanden sind, deren Köpfchen bei den Athecata bekanntlich ebensolche Täniolen besitzen, so war die Homologie dieser gleichen Bildungen und die Zurückführung der Radialschläuche auf die Täniolen ziemlich evident (S. 10). Ebenso wie die Radialschläuche entstehen die Entodermröhren in den Gonanthen von *Cordylophora lacustris*; und da diese Gonanthen ebenfalls von Hydranthen abgeleitet werden müssen, so sind jene Röhren mit den Radialschläuchen gleichen Ursprungs, ihnen homolog (S. 109).

Eine Übertragung dieser Ergebnisse auf die Thecaphora wäre nun kaum angängig, wenn die bisher nicht beanstandeten Angaben Hamanns (Nr. 36, S. 36) sich bestätigten, daß die Hydranthen dieser Hydropolypengruppe keine Täniolen besäßen. Ich habe nun aber im Gegenteil gefunden, daß die Hydranthen aller hier besprochenen Thecaphora, also doch wohl allgemein ebenfalls gut ausgeprägte Täniolen und Magenrinnen besitzen (Fig. 303, 304, 312, 367), so daß die Radialschläuche der Medusen und die mehrfachen Entodermröhren der Keimsäcke der Campanulariden nicht weniger als die entsprechenden Teile der Athecata gleichen Ursprungs und angesichts der gleichen Lage echte Homologa sind, wofür noch weitere direkte Beweise bei den Campanularien erbracht werden sollen.

Die mehrfachen Entodermröhren der Keimsäcke von *Campanularia verticillata* und aller gleichgebildeten Keimsäcke entsprechen tatsächlich den Radialschläuchen der Medusen, weshalb weder der einfache, noch der geteilte (verzweigte) Entodermschlauch der Keimsäcke überhaupt als Spadix bezeichnet werden kann.

Nun ist aber mit der eben erläuterten Homologie der entodermalen Hauptteile der Medusenbau derselben Keimsäcke noch keineswegs erwiesen; dazu fehlt noch der Nachweis eines von den Entodermästen umgebenen Glockenkerns, sowie eines Außenectoderms (Exumbrellarepithels).

In den männlichen Keimsäcken von *Campanularia verticillata* gibt es anfangs nur eine einfache äußere Ectodermhülle, von der aus später Fortsätze zwischen den Entodermröhren ins Innere und in die Hodenmasse vordringen (Fig. 297, 298). Allerdings wird dabei jene Ectodermhülle an der Außenseite der Entodermröhren unterbrochen und dadurch die notwendige Kontinuität eines Exumbrellarepithels aufgehoben. Dies ist aber jedenfalls ein Rückbildungsprozeß, der für den Vergleich nicht in Frage kommt. Um so schwerer fällt dagegen ins Gewicht, daß eine Trennung des ganzen Keimsackectoderms in eine außen zurückbleibende, exumbrellare und eine den Binnenraum durchsetzende glockenkernähnliche Schicht nach meinen Beobachtungen nicht zustande kommt. Damit entfällt natürlich von vornherein jede Möglichkeit eines Vergleichs des einheitlichen Ectoderms jener Keimsäcke mit den ectodermalen Teilen einer Meduse. Denn es ist in dieser Hinsicht jede Annahme einer Rückbildung ausgeschlossen, wie sie bezüglich der diskontinuierlichen Außenhülle besteht: die vermißte Trennung existiert anfangs ebensowenig wie später.

Bei den männlichen *Campanularia verticillata* existiert ein Glockenkern-Homologon nicht einmal in der Form eines soliden Innenectoderms wie bei *Cordylophora*; es wiederholen sich in dieser Beziehung bei unsrer *Campanularia* vielmehr die Verhältnisse von *Halecium*. Und dieses Ergebnis wird durch die Untersuchung der weiblichen Keimsäcke derselben *Campanularia* vollends bestätigt.

Allerdings erinnert das Ectoderm dieser weiblichen Keimsäcke, da es einen innerhalb der Entodermröhren (Radialschläuche) gelegenen Hohlraum allseitig umschließt, lebhaft an eine Glockenhöhle mit ihrem Subumbrellarepithel (Fig. 301); dieser Vergleich verbietet sich aber trotzdem aus sehr naheliegenden Gründen. Erstens schließt er ein Exumbrellarepithel, ohne das eine Meduse natürlich nicht gedacht werden kann, vollständig aus, da eben das ganze vorhandene Ectoderm für die Bildung des fraglichen Subumbrellarepithels in Anspruch genommen ist. Zweitens beruht das Bild eines innerhalb der Entodermröhren liegenden, sackförmigen Glockenkerns gerade auf einer täuschenden Rückbildung, da es nur durch die sekundäre Unterbrechung des Ectoderms an der Außenseite der Entodermröhren zustande kommt. Ohne diese Rückbildung, also normalerweise, müßte das vermeintliche Subumbrellarepithel, entgegen jeder Homologie mit einem richtigen Subumbrellarepithel, die Entodermröhren außen umschließen; und in der Tat finden sich, wie schon erwähnt, gelegentlich solche Stellen, wo das Ectoderm, selbst mit einer Fortsetzung seiner Höhlung, eine Entodermröhre umscheidet (Fig. 300). So wäre also die Ähnlichkeit des ausgehöhlten weiblichen Keimsackectoderms von *Campanularia verticillata* mit einem Glockenkern nur die Folge einer sekundären Um- und Rückbildung, eine Homoidie, während seine ursprünglichen Verhältnisse jeden solchen Vergleich schlechtweg ausschließen.

Sobald aber Homologa der ectodermalen Hauptteile einer Hydromeduse fehlen, so kann trotz der vorhandenen Homologa der Radialschläuche von einem Medusenbau in den weiblichen Keimsäcken von *Campanularia verticillata* so wenig wie in den männlichen die Rede sein.

Dabei soll keineswegs geleugnet werden, daß die besprochene Aushöhlung des Keimsackectoderms unter gewissen Bedingungen zu einer wirklichen Medusenbildung führen kann, wie es auch in der Tat in dem folgenden, *Campanularia hincksi* behandelnden Kapitel ersichtlich werden wird. Bei *Campanularia verticillata* ist dieses Ziel jedoch nicht erreicht, und nichts deutet an, daß die vermißten Teile durch eine regressive Metamorphose verloren gegangen und die Keimsäcke dieses Hydropolypen wenigstens zurückgebildete Medusen seien. Um eine solche Annahme aus den vorliegenden Befunden zu stützen, müßten mindestens auf den ersten Entwicklungsstufen des Keimsacks Reste einer medusoiden Differenzierung seines Ectoderms vorhanden sein; dies ist nicht der Fall und es wird sich später zeigen, daß auch keine allgemeinen Gründe für jene Annahme bestehen.

27. **Campanularia hincksi** (Taf. XV).

Das mir vorliegende, aus Neapel stammende Stöckchen weicht nur darin von der Diagnose der *Campanularia hincksi* (Hincks Nr. 45, S. 162) ab, daß die Streifung an der Hydrotheca der Polypen fehlt. Im übrigen besitzt es die durch basale Ringelung charakterisierten, unverzweigten Hydranthen mit dem gezähnten Rand an der Hydrotheca und die aus der Hydrorhiza sich erhebenden, kurz gestielten und schwach geringelten Gonangien. Die letzteren waren becherförmig mit frühzeitig eingebuchteter Endfläche (Fig. 307, 308). Die Gonotheca ist an dieser Endfläche anfangs dünn und löst sich an den reifen Gonangien auf, wodurch diese geöffnet werden. — Das Stöckchen war ein männliches, und seine sämtlichen Gonangien waren bereits so weit entwickelt, daß die Spermatoblasten ihre Reifungsstätte im Ectoderm einnahmen, und über ihre Keimstätte nichts zu eruieren war. Ebenso konnte die Entwicklung der meisten übrigen Teile der Gonangien nur nach Analogie mit den ganz ähnlichen Bildungen bei *Campanularia verticillata* und bei *Halecium* erschlossen werden.

Die jüngsten Gonangien meiner *Campanularia hincksi* enthielten einen Gonanthen mit einem bereits gestielten Keimsack (Fig. 307). Die sehr breite und weite Deckenplatte war der Gonotheca in gewöhnlicher Weise angeschlossen und setzte sich in eine dünne Halsröhre fort; unter dem annähernd kugligen, in eine Mantelhöhle eingeschlossenen Keimsack befand sich noch ein stielförmiger Basalabschnitt des Gonanthen mit unregelmäßig verdicktem Ectoderm. Doch habe ich auch an den folgenden Entwicklungsstufen niemals unzweideutige Anzeichen für die Bildung eines zweiten Keimsacks gesehen.

Der verhältnismäßig dicke Mantel hatte dieselbe merkwürdige Bildung wie in den weiblichen Gonangien von *Halecium*, indem dort, wo die Halsröhre in ihn eintrat, noch weitere drei bis vier Kanäle aus dem Entoderm des Gonanthenstiels in ihn eindrangen und ihn bis gegen die Deckenplatte hin durchsetzten. Auf Querdurchschnitten liegen diese Mantelröhren in ziemlich gleichen Abständen voneinander (Fig. 309, 310). Der Keimsack ist von einem ununterbrochenen, von dem noch zu beschreibenden Innenectoderm völlig getrennten zarten Außenectoderm umhüllt, das sich häufig abhebt und dem Mantel anlagert. Im Innern enthält der Keimsack vier peripher gestellte, zunächst noch recht kurze und weite Entodermröhren, die aber regelmäßig mit drei Wurzeln entspringen, von denen eine sich etwas höher in zwei Äste spaltet. Sie liegen mit einem Teil ihrer Außenseite dem Außenectoderm an, und wenn dieses abgehoben ist, bleiben sie an derselben Stelle unbedeckt und werden niemals vom Innenectoderm ganz umschlossen.

Die übrigen Teile des Keimsacks derselben jüngeren Gonangien von *Campanularia hincksi*, nämlich das Spermarium und das Innenectoderm, zeigten sich mir in Form- und Lagebeziehungen, die allerdings an die entsprechenden Bildungen von *Campanularia verticillata* anknüpfen, aber durch gewisse, an sich beschränkte Abänderungen dennoch einen bedeutsamen Entwicklungsfortschritt inaugurieren. Der Entodermschlauch jener jüngeren Gonangien ist unterhalb seiner Teilung dreifach eingebuchtet, so daß seine Lichtung drei durch Falten (Täniolen) getrennte Rinnen zeigt (Fig. 309); der Boden jeder Rinne berührt das Außenectoderm, während zwischen ihm und jeder Täniole ein Zwischenraum entsteht, der von Spermatoblasten eingenommen ist. Über der Teilung des Entodermschlauchs fließen jene drei unteren Zipfel der Spermatoblastenmasse zwischen den Entodermröhren centralwärts zusammen, so daß diese bis auf die erwähnte freie Außenseite in jene Masse eingesenkt erscheinen. Diese Bilder erinnern durchaus an die männlichen Keimsäcke von *Campanularia verticillata*, und der Unterschied, daß das Außenectoderm von *Campanularia hincksi* von dem Spermarium und dem darin bereits nachweisbaren interstitiellen Innenectoderm deutlich getrennt ist, erscheint zunächst nicht sehr bedeutend. Nach einigen weiteren Schnitten verändert sich aber das Bild gründlich.

In dem Querdurchschnitt Fig. 310 ist das Spermarium im Centrum und in zwei Interradien noch durchaus solid und läßt das genannte Innenectoderm noch nicht hervortreten. In den zwei andern Interradien ist aber die Hodenmasse von außen her so eingebuchtet oder eingekerbt, wie ich es von den ersten Anfängen der Aushöhlung des Keimsackectoderms der weiblichen *Campanularia verticillata* beschrieb. Endlich erscheinen in der oberen Hälfte derselben Keimsäcke von *Campanularia* *hincksi* gleiche Einkerbungen in den übrigen Interradien und dringen bis zum Centrum vor, wo sie sich zu einem einheitlichen Hohlraum vereinigen, was dann in etwas älteren Gonangien durch den ganzen Keimsack hindurchgeht (Fig. 311). Doch besteht ein sehr wesentlicher Unterschied zwischen dieser Aushöhlung und derjenigen von *Campanularia verticillata*; denn während der Hohlraum im letzteren Fall bis zur äußersten Ectodermschicht hindurchgeht und dadurch die Sonderung eines geschlossenen Außen- und Innenectoderms hintanhält (S. 183 ff.), wird er bei *Campanularia hincksi* schon in seinen ersten Anfängen interradial von einer dünnen epithelialen Schicht des Innenectoderms, die sich von der freien Oberfläche des Spermarium abhebt, gewölbeartig überdeckt und vom Außenectoderm getrennt. Und in demselben Maße, als durch die fortschreitende Aushöhlung das Spermarium auch im Inneren freie Flächen erhält, zeigt sich auch an diesen eine feste, glatte Decke, die freilich kein selbständiges Plattenepithel, sondern nur der äußere Abschluß des das Spermarium durchziehenden Füllgewebes ist.

Durch die beschriebene Aushöhlung des ursprünglich soliden Hodens wird er in vier Streifen geteilt, von denen jeder eine Entodermröhre rinnenförmig umgreift und an seiner freien Fläche epithelartig abgeschlossen ist. An die Ränder dieser rinnenförmigen radialen Hoden schließen sich die interradialen Epithelstreifen des Innenectoderms an, die den im Durchschnitt kreuzförmigen Hohlraum gegen das Außenectoderm abschließen. Ein gleicher Abschluß findet sich auch am Scheitel des Keimsacks; denn dort, wo die Hoden aufhören, nämlich in der Höhe, wo der Keimsack sich gegen sein oberes Ende zu verjüngen beginnt, bildet eine Fortsetzung der genannten interradialen Epithelstreifen des Innenectoderms ein Gewölbe über der Höhle, dem sich auch das Außenectoderm in gleicher Form anschließt (Fig. 308). Man kann daher das ganze Innenectoderm in der Tat als einen innerhalb des blasenförmigen Außenectoderms gelegenen, ebenfalls allseitig geschlossenen Sack betrachten, dessen Wand in den vier Radien durch die eingelagerten Spermatoblasten außerordentlich verdickt und durch die Entodermröhren eingebuchtet ist, interradial jedoch ein dünnes Plattenepithel bleibt.

An den älteren Gonangien von *Campanularia hincksi*, deren Keimsack sich verlängert und verhältnismäßig verschmälert hatte, sah ich von jeder Entodermröhre einen zipfelförmigen Fortsatz über das Ende des Hodens hinaus in das beschriebene Gewölbe hineinreichen. Im übrigen war aber auch an den ältesten von mir gesehenen Gonangien, deren Deckenplatten schon aufgelöst waren, der geschilderte Zustand der Keimsäcke noch unverändert.

Nach der vorausgegangenen Besprechung der Keimsäcke von *Campanularia verticillata* kann ich mich bei einem Vergleich der letzteren mit den Keimsäcken von *Campanularia hincksi* im allgemeinen kurz fassen. Die Homologie der Entodermröhren ist dieselbe, da außer der übereinstimmenden Entwicklung auch bei *Campanularia hincksi* die Anwesenheit von vier bis fünf Täniolen in den Hydranthenköpfchen hinzukommt (Fig. 312). Bemerkenswert ist nur, daß die Dreizahl der Entodermröhren, die bei *Campanularia verticillata* normal ist, in der ersten Anlage auch bei *Campanularia hincksi* wiederkehrt, um erst später regelmäßig in die Vierzahl überzugehen, wodurch eine vollkommene Homologie mit den typischen vier Radialschläuchen der Medusen erreicht wird. — Aber noch entschiedener zeigt sich eine solche Annäherung an die Hydromedusen im Keimsackectoderm von *Campanularia hincksi*.

Allerdings sprechen alle Analogien zwischen den beiden *Campanularia*-Arten dafür, daß das Innenectoderm von *Campanularia hincksi* im allgemeinen ebenso entsteht wie das centrale Keimsackectoderm von *Campanularia verticillata*, nämlich nicht als selbständiger Teil, sondern nur als ein von außen einwachsendes Stützgewebe des Hodens. Seine weitere Entwicklung führt jedoch, nachdem es sich vom Außenectoderm getrennt hat, zu einem andern Ziel. Bei der Vierteilung des Hodens zerfällt das Innenectoderm von *Campanularia hincksi* nicht einfach ebenfalls in vier Stücke, sondern bleibt durch die interradial entstandenen Epithelstreifen im ununterbrochenen Zusammenhang und verwandelt sich daher in einen geschlossenen, wenigstens interradial von den Gonaden unabhängigen, selbständigen Sack, dessen Übereinstimmung mit einem Subumbrellarepithel oder, was dasselbe ist, mit einem echten Glockenkern nicht mehr zweifelhaft sein kann.

In der Reihe der besprochenen Thecaphora ist daher *Campanularia hincksi* der erste Hydropolyp, dessen Keimsäcke tatsächlich den Grundbau einer Meduse, nämlich eine Glockenhöhle und eine sie umschließende zweischichtige Umbrella mit radialen Entodermröhren erkennen lassen.

In der Entstehung dieses Medusenbaues vermißt man freilich noch immer die bei allen Medusenknospen der Hydropolypen typische Erscheinung einer selbständigen und apical begrenzten Anlage des Glockenkern-Homologons, das sich vielmehr nur als Begleiterscheinung der

Gonadenbildung entwickelt, gerade so wie in allen übrigen Keimsäcken. Anderseits ist es aber gerade diese Beziehung, die den Übergang eines gewöhnlichen Innenectoderms, wie es bei Sertulariden und Plumulariden vorkommt, in den Glockenkern von *Campanularia hincksi* verstehen läßt. Denn wenn auch tatsächlich erst die Entstehung der peripher auseinandertretenden Entodermröhren den Raum für die Entwicklung eines wirklichen Glockenkerns herstellt, so hängt doch die richtige Ausfüllung dieses Raumes bei *Campanularia hincksi* von den Gonaden und dem sich ihnen anschließenden Innenectoderm ab. Diese anfangs im ganzen Umkreise des ungeteilten Entodermschlauchs auftretenden Gewebe rücken bei der beginnenden Teilung desselben in die interradialen Zwischenräume zwischen den Entodermröhren ein, um im Centrum zusammenzufließen — offenbar aus demselben Grunde, weshalb die in die Medusenknospen einwandernden Keimzellen sich an die interradialen Täniolen als die mechanisch bequemsten Wege halten.

So erscheint die Bildung der Entodermröhren (Radialschläuche), die schon durch die Täniolen der Hydranthen vorgezeichnet ist, als die dauernde Formbedingung für die Entstehung des Glockenkerns und somit des Medusenbaues in den Keimsäcken der Campanulariden, während von den Gonaden die Ausfüllung der geschaffenen Form mit den definitiven Bildungen ausgeht.

28. Campanularia calyculata (Taf. XV).

Diese merkwürdige Art ist unter dem Namen *Clytia poterium* schon von Agassiz näher untersucht und beschrieben worden, wobei er der Entwicklung der Gonangien besondere Aufmerksamkeit schenkte (Nr. 1, S. 300—304). In den jungen Gonangien fand Agassiz ein Blastostyl (Gonanth) mit Deckenplatte und Halsröhre und eine dicht an dessen Basis hervortretende Medusenknospe, die gleich anfangs vom Ectoderm des Gonanthen umgeben sei. Auch nach einem schematischen Querdurchschnitt eines etwas älteren Gonangium (Nr. 1, S. 302) ist die Medusenknospe in dem becherförmig ausgehöhlten Gonanthen, mit andern Worten in einer Mantelhöhle eingeschlossen. Einige Abbildungen von Agassiz (a. a. O. Taf. XXVIII, Fig. 13*a*, 14), in denen die Knospe sich außerhalb des Gonanthen frei emporwachsend zeigt, stellen diese Teile nach ihrer Herauslösung aus der festen Gonotheca dar, wobei eine Beschädigung des Mantels ganz unvermeidlich ist, so daß sie für die fraglichen Lagebeziehungen nicht in Betracht kommen können.

Sehr bald spaltet sich der Entodermschlauch des Gonanthen in vier Kanäle, die im Mantel aufsteigen und in der Deckenplatte zusammenfließen, und von denen einer mit der Medusenknospe in Verbindung steht. Diese erhält ebenfalls vier Radialkanäle, zwischen denen der Binnenraum ganz von der Keimmasse erfüllt ist. Diese Kanäle treiben Seitenzweige, und bisweilen verzweigen sich auch die Kanäle des Gonanthen. — In den männlichen Gonangien teilt sich die centrale Hodenmasse der Medusenknospe in vier Wülste; in den weiblichen Individuen drängen die wachsenden Embryonen den Scheitel der Medusenknospe durch die Deckenplatte und die Gonotheca bruchsackartig nach außen hervor, so daß das Bild einer Acrocyste entsteht.

Nach ALLMAN ist das Gonangium einer angeblich nahe verwandten Art, *Laomedea repens*, im ganzen und im Querdurchschnitt ebenso gebildet wie dasjenige von *Campanularia calyculata* (Nr. 3, S. 49).

Endlich ist hier noch die Abhandlung v. LENDENFELDS über *Eucopella campanularia* anzuführen, einer Campanularide, die nach der Bildung des ganzen kriechenden Stocks, seiner Hydranthen und der fertigen Gonanthen unbedingt neben *Campanularia calyculata* zu stellen ist, wogegen allerdings die Entwicklung dieser Gonangien nach v. LENDENFELD von derjenigen bei *Campanularia calyculata* merkwürdig abweicht (Nr. 52, S. 536—557).

Das Gonangium von *Eucopella* ist gegen das abgestutzte distale Ende hin von zwei Seiten zusammengedrückt und längs der Schlußkante rinnenförmig eingedrückt. Die Entodermkuppe des jungen Gonanthen soll durch eine apicale Ectodermwucherung eingebuchtet werden; diese Wucherung presse die dadurch hervorgerufene Entodermduplicatur in vier Interradien zu einer »Entodermlamelle« zusammen, während in den vier Radien vier Entodermkanäle zurückbleiben. Die Entodermlamelle verschwinde aber sehr frühe, worauf die Kanäle sich selbständig verlängern; an ihren Enden kämen sie durch seitliche Wucherungen in Verbindung, und der so entstandene »Ringkanal« fließe unter dem Scheitel der Gonotheca zu einem breiten, einer Deckenplatte ähnlichen Schlauch zusammen. — Das Ectoderm löse sich unterdessen in ein Netzwerk auf, dessen Stränge sowohl den Binnenraum des Gonanthen durchziehen, wie auch die Kanäle umhüllen und miteinander und mit der Gonotheca verbinden. v. LENDENFELD will auch Spuren eines Manubrium im Grunde des Gonanthen gesehen haben, wie er denn auch die Medusenknospen von *Laomedea repens* — und folglich auch von *Campanularia calyculata* — für ein großes Manubrium hält. Demnach erklärt er den Gonanthen von *Eucopella* für eine Übergangsform vom Polyp zur Meduse.

Statt des mit Keimzellen gefüllten Manubrium von *Laomedea* erzeuge der Gonanth von *Eucopella* Medusenknospen, und zwar nur an einem seiner Kanäle, der an einer Schmalseite des Gonangium liegt. Die Knospen folgen einander wie gewöhnlich von oben nach unten, und sind gleichzeitig in der Zahl von zwei bis drei vorhanden. Das Entoderm einer solchen Knospe wird durch einen Glockenkern eingebuchtet, worauf in den vier Interradien durch Verlötungen des zweischichtigen Entodermbechers eine einschichtige Entodermlamelle und dazwischen passiv vier Radialkanäle entstehen. Ein Ringkanal kommt ebenso wie am Gonanthen zustande, und an den Radialkanälen wachsen Seitenzweige hervor und dringen teils nach innen zwischen die Eizellen und in die Hodenmasse, teils tangential in die Entodermlamelle ein. Der Glockenkern verwandelt sich zuerst in ein Netzwerk, worin später eine Glockenhöhle entsteht. Ein Manubrium ist nur andeutungsweise vorhanden.

Die Eizellen von *Eucopella* entstehen im Entoderm der Hydrorhiza aus je einer ganzen Zelle, begeben sich unter das Epithel und wandern in die Gonangien ein, wo sie stets zwischen dem Entodermepithel und seiner Grenzlamelle, also innerhalb des Entoderms liegen bleiben. Jedoch dringen sie nicht unter irgend einem Zwange bloß in die Medusenknospen ein, sondern ebensogut in die Entodermröhren des Gonanthen, wo sie ohne zu reifen zugrunde gehen. Die Spermatoblasten sind ectodermalen Ursprungs, indem sich der subumbrellare Überzug der Radialkanäle vollständig in jene Keimzellen verwandelt.

Die Medusenknospen von *Eucopella* erhalten niemals Manubrium und Tentakel, lösen sich aber trotzdem schließlich von dem Gonanthen ab und verlassen das Gonangium, um ihre Geschlechtsprodukte ins Wasser austreten zu lassen.

Ich habe nur wenige ältere Gonangien beiderlei Geschlechts von *Campanularia calyculata* untersuchen können. In ihrer äußeren Form stimmen sie mit den Gonangien von *Eucopella* überein: sie sind abgeplattet, von der Breitseite gesehen becherförmig und längs des distalen Randes eingebuchtet (Fig. 313, 314). Der Weichkörper besteht aus zwei Hauptteilen, einem becherförmigen, durch eine Deckenplatte geschlossenen Mantel und einer aus dem Grunde der Mantelhöhle aufgewachsenen Meduse, wozu noch einige kleinere Medusenknospen kommen.

Der Mantel besteht wie immer aus einer ungeschichteten und unregelmäßigen Ectodermschicht, reicht vom Basalabschnitt des Gonanthen bis an die flache Deckenplatte und ist durch lockere Zellenstränge mit der Gonotheca verbunden. In ihm sind fünf Entodermröhren eingeschlossen, die dicht unter der proximalen Grenze des Mantels, also am Basalabschnitt des Gonanthen, aus dessen Entodermschlauch entspringen und innerhalb des Mantels bis an dessen Scheitel verlaufen, wo sie in den Entodermsack der Deckenplatte einmünden (Fig. 313). Der Ausgangspunkt dieser Röhren sind vier im Basalabschnitt des Gonanthen befindliche Entodermrinnen, die distalwärts in verschiedenem Niveau sich zu Röhren schließen, von denen einige sich weiter verästeln (Fig. 316—319). Eine centrale Röhre tritt in die älteste, die Mantelhöhle füllende Meduse ein, eine seitliche ist für die jüngeren Medusenknospen bestimmt, und fünf (nicht vier, wie Agassiz angibt) durchsetzen den Mantel in der angegebenen Weise.

Aus der Darstellung von Agassiz und seinen Abbildungen der jüngsten Gonangien von *Campanularia calyculata*, sowie aus meinen eignen Beobachtungen an den noch zu beschreibenden jungen Medusenknospen geht mit der größten Bestimmtheit hervor, daß der fragliche Mantel ebenso entsteht, wie bei andern Thecaphora, nämlich als Abspaltung vom Ectoderm des Gonanthen im ganzen Umfange der aus dem letzteren hervorknospenden Meduse, und daß folglich eine von den späteren Mantelröhren die ursprüngliche Halsröhre des Gonanthen ist. Nur ist diese Halsröhre später als solche nicht zu unterscheiden, da die sekundär entstehenden Mantelröhren in Form und Verlauf mit ihr völlig übereinstimmen. Die in die Medusenknospen eintretenden Entodermröhren haben wieder mit den erstgenannten nichts zu tun, da sie natürlich nichts weiter sind, als das Entoderm der Knospenstiele.

Nach allem ist die Medusenähnlichkeit des Mantels in den Gonangien von *Campanularia calyculata* ebenfalls eine rein äußerliche (S. 177). Weder sind die fünf Mantelröhren unter sich gleichen Ursprungs, noch besteht die Mantelwand gleich einer Umbrella aus zwei ectodermalen Schichten; ferner entsteht die Mantelhöhle nicht in einem Glockenkern, der dem Gonanthen völlig fehlt, sondern rund um die erste Medusenknospe, so daß sie keinerlei Beziehung zu einer Glockenhöhle hat.

Ich erwähne dies besonders im Hinblick auf v. Lendenfelds Darstellung von der Entwicklung des Blastostyls (Gonanthen) von

Eucopella. Obgleich er selbst dieses Blastostyl mit demjenigen von *Campanularia calyculata* vergleicht, und beide im fertigen Zustande in allen wesentlichen Teilen übereinstimmen, müßten sie nach v. LENDENFELD in ihrer Entwicklung vollständig auseinandergehen. Meines Erachtens sind aber seine nicht ganz klaren und durch keine Abbildungen illustrierten Angaben über die Entstehung des Blastostyls von *Eucopella* nicht einwandfrei und am wenigsten geeignet, einen wirklichen Medusenbau dieses Blastostyls zu begründen.

Dies ergibt sich schon aus der Erwähnung einer »Entodermlamelle« und ihrer Bedeutung für die Entstehung der »Radialkanäle« (Mantelröhren); denn solche Bildungen und Vorgänge fehlen in allen von mir untersuchten Medusenbildungen der Athecata und Thecaphora. Ebenso ist die Verwachsung der angeblichen Radialkanäle zu einem deckenplattenähnlichen Gebilde den Medusen fremd. Am auffälligsten bleibt aber, daß v. LENDENFELD eine Sonderung von Glockenkern und Exumbrellarepithel in der angeblichen Medusenglocke (Mantel) überhaupt nicht kennt und im Gegenteil jene Umbrella zwischen den Radialkanälen aus einem ungeteilten und netzförmig gelockerten Ectoderm bestehen läßt. Auf Grund dieser Angaben v. LENDENFELDS muß eine direkte Beziehung zwischen dem Blastostyl oder Gonanthen von *Eucopella* und echten Hydromedusen in Abrede gestellt und kann nur zugegeben werden, daß jener Teil bloß in demselben Sinn wie der Gonanth von *Campanularia hincksi* und *Campanularia calyculata*, d. h. nur äußerlich medusenähnlich ist. Mit andern Worten: diese Ähnlichkeit ist nichts weiter als eine täuschende Homoidie.

Auf der andern Seite weicht jene Beschreibung von der Entstehung des Mantels so sehr von allem ab, was wir jetzt von andern mit Mantelröhren versehenen und auch sonst gleichgebildeten Gonanthen der Thecaphora, namentlich der offenbar recht nahe verwandten *Campanularia calyculata* wissen, daß nur das Dilemma übrig bleibt: entweder nimmt die Gonanthenbildung von *Eucopella* unter den Thecaphora eine ganz merkwürdige Sonderstellung ein, oder die bezüglichen Angaben v. LENDENFELDS sind mehr oder weniger irrig. Jedenfalls sind sie belanglos für die Interpretation des Baues und der Entwicklung der Gonanthen von *Campanularia calyculata*, die, wie wir sahen, sich ebenso darstellen wie bei *Campanularia hincksi* und bei den weiblichen *Halecium tenellum*.

Ich gehe nun zu den Medusenknospen über, die sich an den Gonanthen von *Campanularia calyculata* entwickeln. In den Gonangien die ich zur Verfügung hatte, war die in der ursprünglichen Mantelhöhle eingeschlossene Meduse schon weit entwickelt; dagegen befanden sich in denselben Gonangien, aber außerhalb jener Mantelhöhle jüngere Medusenknospen verschiedenen Alters, so daß ich alle wesentlichen Entwicklungsstufen unmittelbar beobachten konnte. Die Knospen entstehen unter- und nacheinander, jede scheinbar aus der Wurzel der vorausgehenden älteren Knospe (Fig. 320, 321); ich halte dies aber für eine Verschiebung eines ursprünglichen Verhaltens, wonach sie getrennt aus dem Gonanthen selbst hervorgingen.

Die jüngsten Knospen bestehen scheinbar nur aus einer kurzen und dünnen Entodermröhre, die in den verdickten, aber noch völlig soliden und ungesonderten unteren Saum des Mantels der nächst älteren, vorausgehenden Medusenknospe eingewachsen ist (Fig. 313, 320, 321). Natürlicher ist aber die Auffassung, daß, während eine junge Knospe an der Außenseite des Mantels der nächstälteren Knospe emporwächst, ihr Ectoderm, das ja auch ihren künftigen Mantel enthält, mit dem erstgenannten Mantel in Zusammenhang bleibt. Denn eine solche Verbindung der benachbarten Mäntel kommt auch an den jüngsten Knospenanlagen der *Campanularia flexuosa*, *Gonothyraea loveni* und der *Obelia* vor, und beeinträchtigt anderseits auch nicht die Annahme einer freien Knospenbildung.

Die Kuppe jener die Knospenbildung einleitenden Entodermröhre ist sehr bald gegen die Lichtung derart verdickt, daß diese im Längsdurchschnitt in zwei seitliche Zipfel ausläuft (Fig. 321). Dies sind wie etwas ältere Knospen beweisen (Fig. 320), die ersten Anfänge der Radialschläuche, die folglich wie in allen Hydromedusen, unabhängig von einem Glockenkern entstehen. Auch traf ich auf Querdurchschnitten jener nächst älteren Knospen unter den Radialschläuchen faltenförmige Täniolen, die sich distalwärts zu den Schläuchen zusammenschließen (Fig. 319); wie denn auch die Hydranthen desselben Polypen ähnliche Täniolen besitzen. Die Homologie und Bedeutung dieser Erscheinungen wurden schon mehrfach erörtert (S. 10, 108, 187, 192): die Täniolen der Hydranthen vererbten sich auf die Gonanthen und deren Knospen, wo sie dann zum Ausgangspunkt der Entstehung der Radialschläuche wurden.

Sobald der beschriebene Entodermschlauch der jungen Knospe sich ziemlich verlängert und die ersten Anlagen der Radialschläuche hervorgetrieben hat, sind zwei neue Bildungen an der Knospe hinzugekommen (Fig. 320). Erstens hat sich das den Schlauch umgebende Ectoderm so gespalten, daß eine glatte Epithelschicht ihn bis an die Wurzel überzieht (Exumbrellarepithel), und die durch einen Spaltraum (Mantelhöhle) davon getrennte Außenschicht oder eben der neuentstandene

Mantel derselben Knospe allein mit dem Mantel der vorausgehenden Knospe im Zusammenhang bleibt. Dadurch wird die junge Knospe bis an die Wurzel aus der Kontinuität mit der Mantelwand der nächstälteren gelöst und vollkommen selbständig; doch bleibt sie zunächst noch in ihre eigne Mantelhöhle eingeschlossen, und ich halte es nach Analogien mit den übrigen noch zu beschreibenden Campanulariden für wahrscheinlich, daß jede Knospe mit ihrer besonderen Mantelhöhle an die Stelle der nächst älteren, vorausgehenden rückt, sobald diese nach Abschluß ihrer Entwicklung verschwindet.

Die zweite der erwähnten Neubildungen der jungen Knospe ist ein echter Glockenkern, der an ihrem Scheitel entsteht und zwischen die noch auseinanderstehenden Radialschläuche einwuchert; alsbald folgen auch seine Ablösung vom Exumbrellarepithel und seine Aushöhlung, sowie die Ausbildung von Subumbrellarzipfeln. Mit der Anlage der Radialschläuche und des Glockenkerns ist aber an den jungen Gonanthenknospen von *Campanularia calyculata* der Charakter einer Meduse unzweideutig ausgesprochen.

An denselben Medusenknospen sind noch weitere Einzelheiten nachzuholen. Während der Entwicklung ihrer Radialschläuche zeigt sich darin eine bemerkenswerte Übereinstimmung mit *Campanularia hincksi*, daß im Magenraum nur drei Täniolen und Magenrinnen vorhanden sind, die in ebenso viele Radialschläuche auslaufen, und daß erst etwas höher darüber durch die Gabelung eines dieser Schläuche die typische Vierzahl erreicht wird (Fig. 323, 324). Durch Messungen läßt es sich ferner nachweisen, daß die Radialschläuche sich anfangs vorherrschend abwärts verlängern, nämlich durch den in derselben Richtung fortschreitenden röhrenförmigen Verschluß der Magenrinnen. Eine primäre, zweischichtige Entodermlamelle fehlt dabei ebenso wie bei allen übrigen Hydromedusen; dagegen entwickelt sich allmählich eine Umbrellarplatte in der schon beschriebenen Weise (S. 17). Zuerst berühren sich die Radialschläuche nur mit scharfen Kanten (Fig. 322); während ihres Auseinanderrückens ziehen sich die Kanten länger aus und verschmelzen dann zu den dünnen und stets einschichtigen interradialen Umbrellarplatten (Fig. 323, 325). Das Subumbrellarepithel überkleidet alle entodermalen Innenteile der Umbrella, buchtet sich interradial zwischen den weiten Schläuchen tief ein und beginnt schon an den in Rede stehenden Knospen jene Schläuche von außen zu umgreifen (Fig. 323).

Am Scheitel der Knospe verwachsen die Glockenhöhlendecke und das Außenectoderm (Fig. 321), woraus wie bei den Medusen der Athecata das Velum hervorgeht (S. 15, 16); und in seinem Umkreise erheben sich vier radiale Randwülste als Ausstülpungen der Radialkanäle und des sie deckenden Ectoderms (Fig. 315).

Die übrige Ausbildung der Meduse habe ich an den ältesten, je in der ersten Mantelhöhle befindlichen Knospen verfolgt (Fig. 313, 314). Sie entspringen im Grunde der Höhle, sind wie das ganze Gonangium an zwei Seiten stark abgeplattet und scheiden an ihrer Oberfläche eine starke cuticulare Hülle ab, die sich über die Randwülste frei hinüberspannt. Diese sind lappig abgeplattet, und die Anlage des Velum ist durchbrochen. Die ersten Tentakel entspringen auffallenderweise nicht an den Randwülsten, sondern interradial am Glockenrande selbst, wo auch die Statolithenbläschen erscheinen. In den männlichen Medusen sind die Tentakel schwächer entwickelt und verschwinden schon im Beginn der Reifezeit; in den weiblichen Individuen sind sie stärker und um jene Zeit noch vorhanden. Zwischen Ex- und Subumbrella zeigt sich bereits eine dünne Gallertschicht, worin ich jedoch nur spärliche Zellen als Reste der Umbrellarplatten sah.

Die Radialkanäle dieser älteren Medusenknospen treten aus der inneren Fläche der Glockenwand vollständig hervor, da das Subumbrellarepithel jeden Kanal an beiden Seiten mit einer Falte umgreift und beide Falten, einzelne Stellen ausgenommen, sich zu einer Art von Aufhängeband verbinden (Fig. 314). Dadurch, daß die Geschlechtsprodukte den Radialkanälen in ihrer ganzen Länge angefügt bleiben, bilden diese Teile nebst dem sie allseitig umschließenden Subumbrellarepithel vier wulstige Ovarien oder Spermarien, die von den vier radialen Aufhängebändern frei in die Glockenhöhle hineinhängen. — Die im Niveau des Velum durch einen Ringkanal verbundenen Radialkanäle sind mit kurzen Seitenzweigen dicht besetzt, die entweder die Eizellen umgreifen oder in die Hodenmasse eindringen.

Durch die Entwicklung der Umbrellarplatten, des Ringkanals, des Velum, der Randwülste und Tentakel ist der Medusenbau der Geschlechtsindividuen von *Campanularia calyculata* so vervollständigt, daß er demjenigen andrer Hydromedusen kaum nachsteht.

Die Eizellen habe ich schon im Entoderm der Hydrorhiza unter den kurzgestielten Gonangien angetroffen und ihre Einwanderung in die letzteren beobachtet. Ihre Entstehung aus ganzen Entodermzellen, wie sie v. Lendenfeld bei *Eucopella* gesehen hat, habe ich nicht verfolgen können, halte sie aber für durchaus glaublich, da ich bei den nahverwandten Obelien denselben Tatbestand habe nachweisen können. Aus dem Basalabschnitt der Gonanthen gelangen übrigens die Eizellen von *Campanularia calyculata* nicht nur in die Medusenknospen, sondern regelmäßig und in ansehnlicher Zahl auch in die Mantelröhren des Gonanthen, wo sie bis zu verschiedener Höhe aufsteigen, ohne jedoch zu wachsen. Zweifellos gehen sie dort zugrunde, wie es v. Lendenfeld ebenso für *Eucopella* angegeben hat. Es ist dies ein Seitenstück zu den fehlgehenden Keimzellen bei *Sertularia*, *Aglaophenia* und *Campanularia verticillata*.

Spermatoblasten und Sperma habe ich bei *Campanularia calyculata* — ebenso wie v. Lendenfeld bei *Eucopella* — ausschließlich längs der Radialkanäle der älteren Medusenknospen gefunden, wo sie also jedenfalls auch entstehen. Nur kann ich v. Lendenfeld darin nicht beistimmen, daß das die Radialkanäle anfangs bedeckende Subumbrellarepithel sich vollständig in Spermatoblasten verwandle; denn bei *Campanularia calyculata* liegen die Spermamassen nicht nackt an den Radialkanälen, sondern sind von einem zarten Epithel überdeckt, von dem Fortsätze ins Innere abgehen. Es kann dies nur der Rest des ursprünglichen Subumbrellarepithels sein, in dem das Sperma eingebettet bleibt, wie ich dies schon in so vielen andern Fällen für das Ectodermepithel des Manubrium und für das Innenectoderm der Gonanthen und Keimsäcke nachgewiesen habe.

Weder bei jungen, noch bei älteren Medusenknospen der *Campanularia calyculata* habe ich eine Spur eines Manubrium gesehen. Auch über die letzten Schicksale dieser Medusen fehlen mir direkte Beobachtungen. Die von Agassiz beschriebenen ältesten Medusen waren noch nicht abgelöst, enthielten aber schon Embryonen, so daß sie wahrscheinlich dauernd sessil blieben. Nach Giard (Nr. 26) produciert aber *Campanularia calyculata* nur im Anfang der Fortpflanzungsperiode sessile, später jedoch freie Medusen, die er für identisch mit *Agastra mira* Hartl. erklärt. Daraus folgt, daß die Tentakel, die ich an den Knospen fand, und die nach Hartlaub bei *Agastra* bis auf radiale Rudimente (d. h. die Randwülste) fehlen (Nr. 42, S. 506), auch in den weiblichen Medusen vor ihrer Ablösung zugrunde gehen.

Über die innere Entwicklung der Medusenknospen von *Campanularia calyculata* hat Agassiz nichts mitgeteilt; es bleibt daher nur übrig sie mit der Entwicklung der so nahe verwandten *Eucopella*-Medusen zu vergleichen. Nach meinen übereinstimmenden Befunden an den Medusenknospen von zwölf Hydropolypenarten darf ich wohl annehmen, daß v. Lendenfelds Beschreibung einer zweischichtigen primären Entodermlamelle, woraus die Radialkanäle erst sekundär und passiv hervorgingen, auf einem Irrtum beruht; ich vermisse bei ihm auch als Beleg für seine Angaben die allein untrüglichen Querdurchschnitte der bezüglichen jungen Knospen.

Sehr bemerkenswert ist dagegen sein Befund, daß der anfangs solide Glockenkern derselben Knospen, bevor er sich vollkommen aushöhlt, sich in ein Zellennetz verwandelt; es erinnert dies an die unregelmäßige Aushöhlung in den weiblichen Keimsäcken von *Campanularia verticillata*, und zeigt folglich, daß der Glockenkern von *Eucopella*, an dem doch sonst keine Rückbildung zu bemerken ist, eine Ähnlichkeit mit einem nicht glockenkernähnlichen Innenectoderm besitzt, die bei vollkommenen Medusen nur andeutungsweise und selten vorkommt (*Bougainvillea*, *Dendroclava*). Bei *Campanularia calyculata* habe ich dagegen einen von der ersten Anlage an durchaus typischen Glockenkern angetroffen, der selbst von dem sonst ganz homologen Innenectoderm von *Campanularia hincksi* dadurch verschieden ist, daß er nicht als ein durch die Gonaden hervorgerufenes Stütz- und Hüllgewebe derselben, sondern als eine selbständige Bildung entsteht und in allen wesentlichen Teilen entwickelt ist, bevor die Gonaden in der Knospe auftreten. Seine Beziehungen zu diesen letzteren beginnen also erst sekundär; und wenn die Spermatoblasten in ihm selbst ihre Keimstätte haben, so beschränkt sich dies doch auf die radialen Streifen des Subumbrellarepithels, wogegen seine interradialen und Hauptabschnitte in den männlichen und weiblichen Medusen ganz andre Funktionen haben.

Der Glockenkern von *Campanularia calyculata* erscheint daher zweifellos als eine höhere Ausbildungsstufe dessen, was uns bisher als Innenectoderm entgegentrat und entspricht in allen Dingen dem Glockenkern vollkommener Medusen.

In einigen andern Stöcken erscheinen aber die fertigen Medusen von *Campanularia calyculata*, die *Agastra mira*, im Vergleich mit andern Hydromedusen durchaus unvollkommen: ihnen fehlen die Tentakel und das Manubrium. Von den Tentakeln wissen wir bereits, daß sie in den sessilen Knospen entwickelt, aber um die Reifezeit zurückgebildet werden. Blieben die Knospen normalerweise sessil, so würde diese Rückbildung als Folge einer neuerworbenen Seßhaftigkeit ursprünglich freier Medusen, oder was dasselbe ist, als Zeichen dafür anzusprechen sein, daß die Medusen von *Campanularia calyculata* von vollkommenen freien Medusen abstammten. Dieser Annahme widerspricht aber die Tatsache, daß jene nur zu gewissen Zeiten sessil bleiben, zu andern Zeiten jedoch in großen Massen frei werden (GIARD, HARTLAUB); denn wenn die Tentakel der Knospen sich nur deshalb zurückbildeten, weil die letzteren sessil blieben, so müßte an den ebenso zahlreichen und normalerweise zur Ablösung bestimmten Medusen jene Rückbildung unterbleiben. Ein weiteres Bedenken gegen die fragliche Deutung besteht darin, daß die Tentakel der männlichen Medusen in Ausbildung und Dauer merklich gegen die Tentakel der weiblichen Medusen zurücktreten — ein Umstand, der mit einer einfachen Rückbildung von ursprünglich lebenslänglichen, normalen Tentakeln, die doch zu den Geschlechtsorganen in keiner Beziehung stehen, sich schwer vereinigen ließe. Dies muß aber unsre Aufmerksamkeit auf eine ganz analoge Erscheinung lenken.

Wir werden an den eigentümlichen Keimträgern (Meconidien) der *Gonothyraea loveni* Tentakel kennen lernen (s. u.), die ebenfalls nur in den weiblichen Individuen und nur während der Reifezeit der in den Meconidien befindlichen Eizellen vollkommen entwickelt sind und sich bewegen. Dazu kommt, daß sie, wie sich zeigen wird, genetisch mit Medusententakeln nichts zu tun haben, sondern ausschließlich den Meconidien eigentümliche Bildungen sind. Durch alle diese Umstände ist ihre schon von Weismann angenommene Deutung als bei der Befruchtung tätiger Organe gesichert. Da nun die besprochenen Tentakel von *Campanularia calyculata* sich unter ganz gleichen Umständen entwickeln und daher als einfache Überreste von gewöhnlichen Medusententakeln nicht angesprochen werden können, so ist es das Natürlichste, sie ebenfalls für solche, nur der Befruchtung dienende originale Bildungen der Medusenknospen zu erklären, wie es die Tentakel der Meconidien sind.

Allerdings sind sie nicht wie die letzteren genetisch von gewöhnlichen Medusententakeln verschieden, sondern stimmen mit diesen völlig überein; diese Übereinstimmung erstreckt sich aber auch auf die Tentakel der Hydranthen und ist daher ganz belanglos für die Entscheidung der hier vorliegenden Frage, ob die bewußten Tentakel von *Campanularia calyculata* rückgebildete seien. Deshalb bleiben die oben angeführten Gründe gegen die Annahme einer solchen Rückbildung durchaus in Kraft.

Nicht viel anders verhält es sich mit dem Mangel eines Manubrium bei denselben Knospen und den daraus hervorgehenden freilebenden *Agastra mira*. Da auch bei den jüngsten Knospen keine Rudimente des vermißten Manubrium nachzuweisen sind, so wäre die sonst übliche Erklärung, daß es durch Rückbildung verloren gegangen sei, nur dann zulässig, wenn die Abstammung dieser weniger vollkommenen Medusen von vollkommenen, mit einem Manubrium versehenen bereits feststände oder höchst wahrscheinlich wäre, und es sich nur noch darum handelte, das Fehlen von ursprünglich vorhanden gewesenen Organen zu erklären. Dies kommt aber, wie ich es schon bei einer andern Gelegenheit hervorhob (S. 89, 90), bei der uns zunächst beschäftigenden Untersuchung der einzelnen Formen von Keimträgern der Hydropolypen gar nicht in Betracht. Diese beschränkt sich im allgemeinen vielmehr auf den vorliegenden Tatbestand und dessen unmittelbare Bedeutung, also hier zunächst auf die Frage, ob das Fehlen des Manubrium in den Medusen von *Campanularia calyculata* wegen bestimmter Merkmale auf eine Rückbildung zurückzuführen sei. Wie schon gesagt, sind solche positive Merkmale, nämlich Rudimente eines Manubrium, nicht vorhanden; und anderseits lehren uns *Agastra* und *Eucopella,* daß auch Medusen ohne Manubrium und ohne Mund frei leben und in diesem Zustande sich fortpflanzen können, daß also der ursprüngliche Besitz eines Manubrium nicht zu den Merkmalen gehört, ohne die eine original entstandene Meduse gar nicht zu denken wäre.

Es liegt also derselbe Fall vor wie bezüglich der Tentakel: eine Rückbildung des bei den Medusen von *Campanularia calyculata* fehlenden Manubrium ist unmittelbar nicht zu beweisen und ein ursprünglicher Mangel desselben nach den vorliegenden Tatsachen mindestens nicht unwahrscheinlich.

29. **Campanularia flexuosa** (Taf. XIII).

Die Gonangien von *Campanularia flexuosa* und *Campanularia angulata,* die sich wenig unterscheiden, werden als konische, etwas abgeplattete Körper beschrieben, deren Blastostyle (Gonanthen) aus einer breiten Deckenplatte und einem schlauchförmigen Stamm bestehen, aus dem die annähernd kugligen, aber häufig zusammengedrückten »Gonophoren« in größerer Zahl hervorknospen (Fraipont, Nr. 21, S. 450—455, de Varenne, Nr. 67, S. 622—627, 668—671, Weismann, Nr. 70, S. 145—148). Die Eizellen entstehen nach Fraipont und de Varenne im Entoderm der Zweige und des Stammes, und zwar durch Umwandlung ganzer Entodermzellen, die erst im Gonangium an der freien, die Höhlung begrenzenden Seite vom übrigen Epithel überwachsen werden. Weismann stellte dagegen fest, daß sie stets in der Tiefe des Entoderms, also unterhalb der Epithelzellen entstehen und daher möglicherweise aus dem Ectoderm stammen.

In jedes Gonophor wandert eine einzige Eizelle ein und begibt sich an dessen Scheitel. Nach Fraipont und de Varenne bleibt sie unter der Grenzlamelle liegen, die jedoch später schwindet, während eine neue Lamelle zwischen Ei und Entoderm entsteht; Weismann glaubt dagegen, daß sie in der Knospe angelangt sofort die Grenzlamelle durchsetzt und daher im Ectoderm liege. Er beschreibt ferner eine Entodermlamelle, die in den Gonophoren von *Campanularia flexuosa* vom Entodermsack ausgehend die Eizelle umschließe, und eine strukturlose Lamelle zwischen diesen beiden Teilen, die vielleicht als letzter Rest eines Glockenkerns anzusehen wäre.

Die Spermatoblasten läßt nun de Varenne ebenfalls entodermalen Ursprungs sein, wogegen Fraipont und nach ihm Weismann sie im Ectoderm antrafen, der erstere freilich erst in den Gonophoren, Weismann schon in den jüngsten Zweigen. Das Spermarium überdecke den Entodermsack des Gonophors haubenförmig, und über ihm spaltet sich das Ectoderm in zwei Schichten, eine äußere, die allen Gonophoren gemeinsam ist, und eine innere, dem einzelnen Gonophor angehörige (Weismann). Eine Entodermlamelle hat Weismann in den männlichen Gonophoren vermißt.

Die Gonangien von *Campanularia flexuosa* sitzen, wie ich sehe, an der Basis der Hydranthenstiele an ebenfalls geringelten kurzen Stielen und sind anfangs etwas abgeplattet konisch, später lang becherförmig, die männlichen mit verjüngten, die weiblichen mit breitem Ende. Die Endfläche der Gonotheca ist innerhalb ihres scharfen Randes grübchenförmig (Fig. 283).

An den jüngsten mir vorliegenden Gonangien ist der fünfringelige Stiel noch merklich länger als der eigentliche Körper, worin der schlauchförmige — im Stiel ebenfalls geringelte — Gonanth in die breite und dicke Deckenplatte ausläuft und darunter schon die ersten Geschlechtsknospen trägt. Sie sitzen an zwei einander gegenüberliegenden Seiten und nehmen stets den ganzen Abstand zwischen Deckenplatte und Stiel des Gonanthen ein. Anfangs ist dieser Abstand so klein, daß jederseits nur eine Knospe Platz findet; mit dem fortschreitenden Wachstum des Gonanthen nimmt auch die Zahl der Knospen zu, wobei der Nachschub, wie ich zu sehen glaube, wesentlich vom Stiel her erfolgt, so daß jeweilig sein oberstes Ringel mit der jüngsten Knospenanlage in das eigentliche Gonangium einbezogen wird, während ein neues Ringel am unteren Ende des Stiels entsteht.

In den weiblichen Gonangien entstehen die künftigen Geschlechtsindividuen als völlig indifferente, fingerförmige Ausstülpungen der ganzen Gonanthenwand, in die die Eizellen in der Regel erst später einwandern (Fig. 277); es sind also vollkommene, freie Knospen des Gonanthen. In jede Knospe wandert nur eine Eizelle ein, dringt bis zum Scheitel vor und bleibt dort liegen. — Die Eizellen entstehen im Entoderm der Zweige und Stämme, ob aber aus je einer ganzen Entodermzelle (Fraipont, de Varenne) oder aus der unteren Hälfte einer solchen, wie ich es bei manchen Hydropolypen fand (*Corydendrium*, *Clava*, *Sertularia*, *Sertularella*) konnte ich nicht entscheiden. Für die Möglichkeit einer Einwanderung der jüngsten, noch nicht differenzierten Eizellen aus dem Ectoderm in das Entoderm fehlt jeder tatsächliche Anhaltspunkt; auch wäre eine solche Möglichkeit natürlich von keiner grundsätzlichen Bedeutung, nachdem der entodermale Ursprung von Eizellen in den eben genannten Fällen ganz sichergestellt ist.

Innerhalb des Gonanthen bleiben die Eizellen unzweifelhaft im Entoderm (Fig. 278, 279); auch nach ihrem Übertritt in die Knospen kann ich eine Auswanderung derselben in das Ectoderm (Weismann) nicht bestätigen, sondern schließe mich im wesentlichen den Angaben de Varennes an. Die ursprüngliche Grenzlamelle verschwindet niemals von der ectodermalen Seite der Eizellen, was doch geschehen müßte, wenn diese sie durchsetzten; dagegen zeigen sich schon während ihres Aufenthalts im Gonanthen die ersten Spuren einer neuen Grenzlamelle zwischen Eizelle und Entodermepithel, die sich weiterhin immer deutlicher abhebt, so daß die in der Knospe angelangten Eizellen allseitig von einer cuticularen Hülle umgeben sind. Aber auch dann können sie noch tief ins Entodermepithel eingesenkt sein, so daß die Grenzlamelle von der ectodermalen Seite der Eizelle sich ganz glatt zwischen Ectoderm und Entoderm fortsetzt (Fig. 280).

Daß die Eizellen des Gonanthen sämtlich in Knospen eintreten und folglich nur so viele in ihn einwandern als unabhängig davon Knospen entstehen, muß ich bezweifeln; denn in älteren Gonangien befinden sich oft kleine Eizellen im Entoderm des Gonanthen, die schon durch ihre Lage im Niveau älterer Knospen, wo niemals neue Knospen entstehen, von einer weiteren Entwicklung ausgeschlossen sind und meist schon Zeichen einer Degeneration erkennen lassen. Es ist dies ein neues Beispiel von häufig fehlgehenden Eizellen.

Die jungen Knospen, die noch keine Eizellen enthalten, sind taschenförmig eng; sobald aber die Eizellen in sie eingedrungen sind, schwellen sie unter bedeutender Erweiterung des Entodermschlauchs an und werden annähernd kugelig und gestielt (Fig. 280, 281). Diese frühe

Zusammenziehung des Stiels mag eine von den Ursachen sein, weshalb in jede Knospe nur eine einzige von den großen Eizellen eintritt. — Diese letzteren, die im Gonanthen und anfangs auch in den Knospen das Entoderm tief eindrücken, werden darauf so gehoben, daß der Scheitel des Entodermschlauchs sich unter ihnen ebnet oder selbst konvex vorwölbt; später gabelt er sich in zwei kurze Äste, die die Eizelle zwischen sich fassen oder seitwärts neben ihr liegen (Fig. 282). Alle diese Formveränderungen des Entoderms können natürlich nicht auf aktive Lageveränderungen der kugeligen Eizellen zurückgeführt werden, sondern sind der Ausdruck eines selbständigen und durch die Eizellen allenfalls veranlaßten Wachstums des Entodermschlauchs. Erst zur Reifezeit der Eizellen schrumpft er zu einem kleinen Knoten zusammen, der zuletzt völlig verschwindet.

Das Ectoderm der jüngsten weiblichen Knospen ist etwas verdickt, aber noch einschichtig (Fig. 277); während der Einwanderung der Eizelle spaltet es sich jedoch bis an die Basis der Knospe in zwei Schichten (Fig. 279, 280). Die äußere Schicht oder der Mantel ist sehr dünn, unregelmäßig epithelial, stellenweise aufgeblättert und von der Unterlage überall dort, wo es der Raum gestattet, deutlich abgehoben. Die innere Schicht ist über der Eizelle dick, weiter abwärts am Entoderm meist dünner und liegt diesen beiden Teilen dicht an, stellt also das eigentliche Ectoderm der Knospe dar. An seiner freien Fläche sondert es eine Grenzlamelle ab, durch die es von dem Mantel, auch wo er dicht anliegt, scharf getrennt bleibt. Der Mantel ist aber nur an den frei liegenden, also meist nur an den untersten Knospen als eine jeder einzelnen Knospe zukommende Bildung zu erkennen; zwischen den in der Regel dicht zusammengedrängten Knospen verschmelzen jedoch ihre sich berührenden Mantelblätter zu einfachen Scheidewänden, oder beide Mantelblätter heben sich aus dem Zwischenraum hervor und bilden über beiden Knospen eine gemeinsame Decke, worauf an ihrer Stelle das eigentliche Ectoderm jener Knospen zu einer scheinbar einfachen Platte zusammengedrückt wird.

An mittelgroßen Knospen spaltet sich der dickere Teil ihres Ectoderms im Umfange der Eizelle wiederum in zwei Schichten: eine dünne Außenhülle, die sich in das übrige einfache Knospenectoderm fortsetzt, und eine innere dickere Platte, die wie eine Calotte über der Eizelle liegen bleibt (Fig. 281). Diese Platte ist natürlich als ein Innenectoderm, die ganze übrige, geschlossene Knospenhülle als ein Außenectoderm anzusprechen. Jenes Innenectoderm kommt jedoch zu keiner weiteren Entwicklung; es umwächst die Eizelle nicht, sondern breitet sich nur auf ihrer ectodermalen Fläche aus, wobei es immer dünner wird. An reifenden Eiern sind beide Ectodermschichten aneinandergepreßt und undeutlich (Fig. 282), und gleich darauf beginnt ihre Auflösung, so daß die Embryonen nur noch von den Mantelhüllen umgeben sind. Zu gleicher Zeit atrophiert und zerreißt die tief eingezogene Deckenplatte unter der bereits geöffneten Gonotheca und gibt so den Weg frei zum Ausschwärmen der Larven aus dem Gonangium.

Nach allem gehören die weiblichen Gonanthenknospen von *Campanularia flexuosa* zu den einfachsten Keimträgern unter den Campanulariden und zeigen keine Spur eines Medusenbaues. Die vermeintliche »Entodermlamelle« WEISMANNS ist nichts weiter als das Innenectoderm, dessen Zusammenhang mit dem Entoderm wahrscheinlich durch einen schrägen Schnitt vorgetäuscht wurde; und die cuticulare Lamelle zwischen dem Innenectoderm und der Eizelle ist eben die ursprüngliche Grenzlamelle und hat natürlich mit einem Glockenkern, dessen Reste WEISMANN darin vermutete, gar nichts zu tun.

Die männlichen Gonangien. Die Spermatoblasten entstehen, wie FRAIPONT und WEISMANN richtig angeben, im Ectoderm, aber sicherlich nicht ausschließlich im Stamm und den Zweigen, sondern größtenteils im Stiel des Gonanthen. Denn in dem unteren Teil dieses Stiels sehe ich sie nur ganz vereinzelt in einer und der andern Ectodermzelle und erst in den oberen Stielringeln an denjenigen Stellen, wo die Knospen entstehen sollen, in allen Ectodermzellen nebeneinander, was eben nur durch Neubildung und nicht durch eine Teilung der ersten Keimzellen zu erklären ist (Fig. 283). Dort liegen sie im Grunde des Ectoderms zu kleinen Häufchen angesammelt; und in eine solche mit Spermatoblasten gefüllte Ectodermverdickung stülpt sich dann das Entoderm ein und stellt so eine junge Knospe her. Die männlichen Geschlechtsindividuen von *Campanularia flexuosa* entstehen also nicht wie die weiblichen als völlig indifferente Ausstülpungen der Gonanthenwand, sondern werden offenbar durch eine vorangehende lokalisierte Keimbildung des Ectoderms hervorgerufen. Sie erscheinen daher eigentlich als eine Zwischenform zwischen freien Knospen und sekundär sich absondernden Keimsäcken der Gonanthen.

Sobald die männliche Geschlechtsknospe hervorgetreten ist, beginnt eine Auflockerung ihrer äußeren Ectodermschicht; nach der Sonderung des Mantels (gemeinsame Gonophorenhülle — WEISMANN) verwandelt sich das darunterliegende Knospenectoderm in ein Netzwerk, das jedoch nur kurze Zeit deutlich ist, weil seine großen, aneinandergereihten Maschen[1] sich sehr bald mit den sich vermehrenden Spermatoblasten füllen, die das sie tragende Füllgewebe bis an die Oberfläche verdecken. Dort bleibt ein dünnes Häutchen sichtbar, das aber kein selbständiges Epithel ist, sondern vielfach mit dem inneren Füllgewebe des Spermarium zusammenhängt. Eine Abspaltung eines Innenectoderms wie in den weiblichen Knospen derselben Species kommt also in den männlichen Knospen nicht vor.

Sobald die Spermatoblastenmasse sich in der angegebenen Weise im Knospenectoderm ausgebreitet hat, überdeckt sie den Entodermschlauch wie eine dicke Kappe. Der letztere bleibt in der Achse der Knospe liegen, erscheint im Querdurchschnitt gelegentlich wohl eckig, wie von Täniolen verengt (Fig. 284), aber niemals in Äste geteilt wie in den weiblichen Knospen.

Beim Vergleich der beiderlei Geschlechtsknospen von *Campanularia flexuosa* müssen die weiblichen entschieden als die weiter vorgeschrittenen bezeichnet werden. Die männlichen Knospen nähern sich, wie wir sahen, schon in ihrer ersten Entstehung den Keimsäcken der Sertulariden und Plumulariden und entwickeln später weder ein Innenectoderm noch Entodermäste; die vollkommeneren Knospen der weiblichen Gonangien erhalten dagegen beides, Innenectoderm und zwei Entodermäste, wenngleich in so primitivem Zustande, daß sie an die Organisation der Knospen von *Campanularia verticillata* und *Campanularia hincksi* nicht entfernt heranreichen. Insbesondere ist es der vollständige Mangel eines zwischen mehreren Entodermschläuchen eingeschlossenen und von einem glockenkernähnlichen Gebilde ausgefüllten Binnenraums, der die weiblichen und natürlich noch mehr die männlichen Knospen von *Campanularia flexuosa* von jeder Ähnlichkeit mit einem Medusenbau ausschließt. Auch kann dies nicht auf einer Rückbildung beruhen. Allerdings muß man in dem Innenectoderm und den zwei Entodermästen der weiblichen Knospen ganz allgemeine Homologa eines Glockenkerns und von Radialschläuchen anerkennen; beides entsteht aber so spät und bleibt so passiv auf der ersten, in jeder Hinsicht primitiven Bildungsstufe stehen, daß man darin wohl die Anfänge einer höheren Differenzierung vermuten, aber niemals die Anzeichen einer phyletischen Rückbildung erblicken kann.

---

[1] Die von DE VARENNE beschriebenen hellen und aneinandergereihten männlichen Keimzellen der jüngsten Knospen von *C. flexuosa* dürften mit jenen Maschen des Füllgewebes identisch sein.

30. Gonothyraea loveni (Taf. XVI, XVII).

De Varenne (Nr. 67, S. 642, 672—674), Weismann (Nr. 70, S. 132—142) und Wulfert (Nr. 73, S. 298—304) sind darin einig, daß sowohl in den männlichen wie in den weiblichen Stöcken von *Gonothyraea loveni* das Entoderm die Keimstätte ist, wo sich die Keimzellen differenzieren. Nur hat Weismann die Vermutung ausgesprochen, daß die Ur-Keimzellen eigentlich im Ectoderm entstehen und dann ins Entoderm überwandern, um sich dort zu differenzieren; und Wulfert will dies direkt beobachtet haben. Ferner ist de Varenne der Ansicht, daß die Keimzellen auch in den Geschlechtsknospen unter der ursprünglichen Grenzlamelle, also im Entoderm bleiben und nur sekundär durch eine neue Lamelle von ihm geschieden werden; Weismann und Wulfert behaupten dagegen, daß die Keimzellen die erste Grenzlamelle durchbrechen, also aktiv ins Ectoderm gelangen. — Nach Wulfert bilden sich manche Eizellen frühzeitig zurück, um als Nährzellen mit den eigentlichen Eizellen zu verschmelzen.

Über den Bau der Knospen und der daraus hervorgehenden medusenähnlichen Meconidien wird allgemein die Ansicht Allmans (Nr. 3, S. 55, 56) wiederholt, daß sie wirklich alle Grundlagen einer echten Hydromeduse, nämlich eine Umbrella, ein Manubrium, vier Radialkanäle, einen Ringkanal und die gewöhnlichen Tentakel besitzen. Näheres über die Entwicklung dieser Medusen berichtete wiederum erst Weismann, dessen Befunde ich nachfolgend im Auszuge wiedergebe.

Die kegelförmigen Gonangien enthalten ein Blastostyl (Gonanth) mit einer Deckenplatte und den aus ihm hervorwachsenden Knospen, die, wenigstens im weiblichen Geschlecht, schon vor dem Eindringen der Keimzellen an ihrem Scheitel einen Glockenkern entwickeln, der aber anfangs leicht zu übersehen sei. »Sind die großen Eizellen bereits eingetreten, dann drücken sie die Hüllen des Gonophors so sehr zusammen, daß es nur schwer gelingt, die Bildung der Entodermlamelle weiter zu verfolgen, zumal, wenn nun auch der Entodermschlauch des Gonophors sich anschickt zu einem mächtigen Spadix mit dreiteiliger Endfläche auszuwachsen. Die drei Eizellen, welche den normalen Inhalt eines Gonophors bilden — selten kommen vier oder fünf Eier vor — drücken die Endfläche des Spadix zu drei Nischen ein. Dabei geht aber eine bedeutungsvolle Lageveränderung der Eizellen vor sich, die ich erst erkannte, als sie mir aus theoretischen Gründen wahrscheinlich geworden war: die Eizellen brechen durch die Stützlamelle hindurch und lagern sich in die Ectodermschicht, welche den Spadix überzieht, d. h.

in das Ectoderm des Manubrium« (a. a. O. S. 135). In den größeren Knospen lasse sich dieses Ectoderm als ein feines Häutchen erkennen, das sich über die Eier wegspannt. »Auch die Wand der Glocke läßt die drei ihr zukommenden Gewebslagen deutlich erkennen, außen und innen eine dünne Ectodermschicht, dazwischen die Entodermlamelle« (a. a. O. S. 136). Über die Entstehung der Radialkanäle und Tentakel wird nichts angegeben.

In den männlichen Knospen dringen die Spermatoblasten aus dem Entoderm in den Glockenkern ein, der als apicale Ectodermverdickung zuerst die Entodermkuppe tief eindrückt, worauf sie sich aber zum Spadix erhebt. Der Glockenkern spalte sich in die bekannten zwei Blätter; das innere ist noch in älteren Knospen als Überzug des Spermarium, bzw. des Manubrium sichtbar. Die Bemerkung ALLMANS, daß in den männlichen Meconidien die Radialkanäle in der Regel fehlen und die Tentakel weniger zahlreich und schwächer seien, wird von WEISMANN bestätigt. »Die rudimentäre Beschaffenheit der Tentakel bei den männlichen Meconidien macht es wahrscheinlich, daß sie ihre vollkommene und regelmäßige Entwicklung bei den Weibchen einer Funktion verdanken, die sie hier übernommen haben. Da sie nun als Waffen nicht betrachtet werden können wegen Mangel an Nesselkapseln, da sie sich ferner erst kurz vor der Reife der Eier entfalten, um gleich nach erfolgter Befruchtung einzuschrumpfen, so möchte ich hier wie bei *Eudendrium* annehmen, daß sie die Aufgabe haben, den Samengehalt des umgebenden Wassers zu erkennen und zur Öffnung des Glockenmundes den Anstoß zu geben« (a. a. O. S. 136). — Endlich ist noch das Vorkommen steriler Gonangien in beiden Geschlechtern zu erwähnen.

WULFERT bestätigt im großen und ganzen die Darstellung WEISMANNS; doch will er die Radialkanäle in den männlichen Meconidien ebenso ständig wie in den weiblichen gefunden haben.

Ich habe *Gonothyraea loveni* aus Neapel, Helgoland und Roscoff erhalten und nur in gewissen Äußerlichkeiten verschieden gefunden, namentlich in der Zahl und Anhäufung der Knospen in den Gonangien, was allerdings für die Untersuchung von praktischer Bedeutung sein kann, sonst aber natürlich belanglos ist. — Die Gonangien entspringen einzeln oder zu mehreren an der Basis der Hydranthen (WEISMANN), sind anfangs kolbenförmig, dann lang kegelförmig, in der Regel ohne eingebuchtete Endfläche, und ihre Gonanthen erzeugen unter der Deckenplatte gerade so wie bei *Campanularia flexuosa* 1—2 Reihen von halbkugeligen, später gestielten kugeligen Knospen (Fig. 346).

In den Gonanthen der weiblichen Gonangien habe ich in der Regel schon vor der Entstehung der Knospen Eizellen angetroffen, die, wie bekannt (s. o.), aus dem Entoderm der Zweige dorthin einwandern (Fig. 326). Ihre Herkunft aus dem Ectoderm kann ich trotz der Durchsicht zahlreicher Schnitte nicht bestätigen; ich muß es daher dahingestellt sein lassen, ob die positive Beobachtung WULFERTS richtig ist, daß sie aus dem Ectoderm einwandern. Von grundsätzlicher Bedeutung ist aber die Entscheidung dieser Frage nicht, nachdem ich in zahlreichen Fällen ebensowohl den entodermalen wie den ectodermalen Ursprung der Eizellen der Hydropolypen mit aller Bestimmtheit nachgewiesen habe.

Der Übertritt der Eizellen aus dem Gonanthen in die Knospen wechselt in jeder Beziehung in sehr merkwürdiger Weise. Neben Gonangien, deren Knospen und Meconidien sämtlich drei bis fünf Eizellen enthalten, gibt es andre, deren Knospen und Meconidien teils nur ein bis zwei oder gar keine Eizellen aufgenommen haben. Die vollkommene Sterilität solcher Knospen beweist, daß, wie schon WEISMANN hervorhob, und ich es auch bei andern sessil bleibenden Knospen (*Campanularia flexuosa, C. calyculata*) bestätigt fand, die Entstehung und Ausbildung der Knospen von der Einwanderung der Keimzellen unabhängig sein kann. Sind neben diesen sterilen Knospen andre ältere Knospen desselben Gonangium mit höchstens ein bis zwei Eizellen besetzt, und der Vorrat des Gonanthen an solchen dennoch erschöpft, so folgt daraus weiter, daß eine bestimmte Wechselbeziehung zwischen der Zahl und dem Umfang der in den Knospen vorbereiteten Reifungsstätten und der Zahl der Eizellen, die davon Gebrauch machen können, keineswegs besteht.

Dazu kommen die zahlreichen Beispiele von fehlgegangenen Eizellen. So beobachtete ich Gonangien, deren Meconidien sämtlich ausgetreten waren und außen ansaßen, und deren halbatrophische Gonanthen trotzdem noch einige oder mehrere junge Eizellen enthielten, die dort natürlich zugrunde gehen mußten. In andern Gonangien fanden sich im Gonanthen unmittelbar neben dem Stiel steriler Meconidien Eizellen, die an Größe reifen Eiern nahestanden und schon deshalb nicht mehr durch den dünnen Stiel an die normale Reifungsstätte hätten einwandern können, so daß sie ebenfalls als fehlgegangene Eizellen zu gelten hätten. — Alle diese, wie gesagt, nicht seltenen Befunde sind wenig geeignet die Vorstellung zu unterstützen, daß irgendein innerer Trieb die Eizellen in die Knospen aktiv einzuwandern zwingt; und die gleich zu schildernde Entwicklung der Knospen liefert vollends positive Zeugnisse gegen jene Ansicht.

Die jüngsten Gonangien stellen sich als geringelte Stiele mit einem kolbig angeschwollenen Ende dar, das sich bald bedeutend vergrößert und dabei kegelförmig wird (Fig. 326, 327); dadurch verwandelt es sich in das eigentliche, dem Stiel aufsitzende Gonangium. Der darin befindliche, entsprechend gebildete Gonanth sondert sich alsdann durch eine quere Einschnürung in die zukünftige Deckenplatte und den noch kurzen Körper, an dem die gleichzeitig hinter der Einschnürung erscheinende erste Knospe den ganzen Abstand zwischen Deckenplatte und Stiel einnimmt. Der Boden für die übrigen, darunter folgenden Knospen wird ebenso wie bei *Campanularia flexuosa* erst durch das weitere Wachstum des Gonanthen vom Stiel aus gewonnen. Diese Wachstumsbewegung ist aber keine gleichmäßige, da die damit verbundenen Ausbuchtungen der Gonanthenwand, woraus die Knospen entstehen, nur aus einer überwiegenden Ausbreitung der Wand an denselben Stellen zu verstehen sind. Damit stimmt dann auch überein, daß das Entoderm in der Knospungszone viel dicker wird als im übrigen Gonanthen (Fig. 330, 331).

Durch diese bedeutende Wachstumsbewegung müssen natürlich auch die im Entoderm des Stiels befindlichen Eizellen in die Region der Knospen und schließlich in diese selbst passiv vorgeschoben werden, ohne daß die Annahme einer selbständigen Fortbewegung dieser Zellen notwendig erschiene. Anderseits muß aber eine solche Annahme schon an sich Bedenken erregen. Sie mag dort am Platze sein, wo die Eizellen mehr oder weniger abgeflacht unter dem Entodermepithel liegen und daher ohne Schwierigkeit unter ihm fortgleiten können, was vielleicht in den Zweigen des Stockes vorkommt. Im Gonanthen sind aber die Eizellen in der Regel schon so groß und abgerundet, daß sie das Entoderm sackartig ausbuchten; und da sie diese Buchten bis zum Eintritt in die Knospen nicht verlassen, so ist die Möglichkeit ausgeschlossen, daß sie trotzdem durch Eigenbewegung an ihren definitiven Platz gelangen.

Nun gibt es freilich jüngste buckelförmige Knospenanlagen, die weder in ihrem Innern noch unter ihrer Basis Eizellen erkennen lassen, so daß die Wachstumsbewegung der Gonanthenwand für den nachträglichen Import von Eizellen in solchen Knospen nicht in Frage käme (Fig. 327). Derartige Befunde traf ich aber nur ausnahmsweise und zwar erstens in den völlig sterilen Gonangien und ferner dort, wo die Gonanthen nur ganz wenige Eizellen enthielten und daneben schon einzelne ältere sterile Knospen trugen. In solchen Fällen ist es also sehr wahrscheinlich, daß die leeren Knospenanlagen eben auch dauernd steril geblieben wären. Dagegen enthalten nach meinen Beobachtungen die

Knospen der normalen, mit einer genügenden Anzahl von Eizellen besetzten Gonanthen schon in ihrer ersten Anlage ebensolche in das Entoderm tief eingesenkte Eizellen, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil jene Anlagen nichts weiter sind als die durch Wachstum ausgebuchteten Teile der Gonanthenwand. Wo eine Einwanderung von Eizellen in die Knospen nachweisbar ist, gelangen sie durchaus passiv dorthin und behalten dabei ihre ursprüngliche Lage in den tiefen Buchten des Entoderms.

Ich kann daher Weismann darin nicht zustimmen, daß die Eizellen von *Gonothyraea loveni* nach ihrem Eintritt in die Knospen die Grenzlamelle durchbrechen, dadurch aus dem Entoderm heraustreten und dann erst die Kuppe des Entodermschlauchs eindrücken (s. o.). Nach meinen Beobachtungen findet vielmehr gerade das Gegenteil statt: nachdem die ins Entoderm tief eingedrückten Eizellen in die Knospen gelangt sind, beginnen sehr bald selbständige Veränderungen des Entoderms, wodurch die schon vorhandenen Nischen ausgeglichen und die Eizellen gehoben und ins Ectoderm verlagert werden.

Für die Feststellung dieser Tatsachen habe ich wie immer Längs- und Querdurchschnitte der Knospen[1] benutzt. Sind die letzteren noch einfache, nicht abgeschnürte Vorwölbungen der Gonanthenwand und mit Eizellen besetzt, so sieht man auf passenden Längsdurchschnitten, daß die Eizellen noch unter der Kuppe des Entodermschlauches liegen, die sie breit überragt (Fig. 330, 331 *a*). Die Querdurchschnitte solcher Knospen zeigen, daß die Eizellen den Schlauch allseitig tief einbuchten, und daß er zwischen ihnen überall bis an das Ectoderm reicht (Fig. 328).

In etwas älteren, in der Abschnürung begriffenen Knospen ist der Entodermschlauch unter den Eizellen bedeutend verbreitert, umgreift sie aber nicht mehr so weit wie früher (Fig. 331 *b*); seine vorher breite Kuppe hat sich aber zu einem schmalen Zapfen zusammengezogen, der die Eizellen nach oben ganz frei legt, so daß sie nur noch zur Hälfte in flachen Mulden liegen, zur Hälfte aber aus dem Entoderm vorragen. Da sie zur selben Zeit noch wenig gewachsen sind und der Zapfen sie überragt, so kann die Zusammenziehung des Entoderms nicht unter ihrem Druck, sondern nur selbständig erfolgt sein; und diese aktive Formveränderung des Entoderms hat zur Folge, daß die früheren Nischen der Eizellen flacher und endlich ganz ausgeglichen werden, wodurch die letzteren ganz passiv aus dem Entoderm herausgehoben werden. In den nächstälteren Knospen (Fig. 331 *c*) ist der apicale Entodermzapfen entweder ganz verschwunden oder von den großen, zusammenstoßenden Eizellen zur Seite gedrängt worden, so daß sie nunmehr ganz außerhalb des Entoderms liegen.

---

[1] Dies ist natürlich nicht gleichbedeutend mit solchen Durchschnitten ganzer Gonangien; denn die Knospen stehen schräg zur Längsachse ihrer Träger. Daher sind auch die bisher üblichen, an ganzen Gonangien gewonnenen optischen Durchschnitte zu dem genannten Zweck meist ganz ungenügend.

Aus diesem Verlauf der Entwicklung des Knospenentoderms folgt also, daß die Eizellen nach ihrem Eintritt in die Knospen nicht das erstere einbuchten, sondern umgekehrt durch dessen Zusammenziehung aus den früheren Buchten herausgehoben werden, gerade so wie es bei so vielen andern Thecaphora und Athecata geschieht (*Hydractinia*, *Clava*, *Sertularia* usw.).

Die selbständige Tätigkeit des Knospenentoderms zeigt sich aber noch in weiteren Bildungen. Denn außer dem schon beschriebenen hohlen Zapfen, der, wie es scheint, häufig erhalten bleibt, entwickeln sich in den älteren Knospen regelmäßig noch andre derartige Entodermzapfen und verlängern sich meist zu cylindrischen Schläuchen[1]. Diese Verästelung oder Spaltung des Entodermschlauchs schreitet abwärts bis unter die Eizellen fort, indem er sich erst entsprechend einkerbt und dann teilt (Fig. 334—337). Die Eizellen passen sich einerseits diesen Schläuchen an, indem sie durch dieselben abgeplattet oder eingebuchtet werden, anderseits bestimmen sie durch ihre Größe und Lagerung die Richtung, in der die sich neubildenden Schläuche aufwachsen. Daher ist die Anordnung dieser Schläuche bei *Gonothyraea loveni* so wenig regelmäßig wie ihre Zahl. Die centrale Lage einer Röhre ist häufig, aber nicht schlechtweg die Regel; denn ungefähr ebenso oft trifft man alle zwei bis drei Röhren in peripherer Lage (Fig. 337), und bisweilen enthält eine Knospe nur einen einzigen Schlauch mit Andeutungen einer beginnenden Teilung im basalen Abschnitt.

Die Entwicklung dieser Entodermschläuche bestätigt aber nicht nur die selbständige, vom Einfluß der Eizellen im ganzen unabhängige Formbildung des Knospenentoderms von *Gonothyraea*, sondern beweist auch, daß sie dieselbe Bedeutung haben wie die entsprechenden Teile in den Geschlechtsknospen von *Campanularia flexuosa* (S. 207). Die Entodermschläuche in den Geschlechtsknospen von *Gonothyraea loveni* sind den Radialschläuchen der Medusenknospen im allgemeinen homolog, ohne deshalb den Medusenbau der sie enthaltenden Knospen zu begründen. Denn abgesehen von ihrer unregelmäßigen Lage und wechselnden Zahl gehören zu einem wirklichen Medusenbau noch andre fundamentale Bildungen, die, wie sich gleich zeigen wird, bei *Gonothyraea* ebenso fehlen wie bei *Campanularia flexuosa*. — Eins sei hier aber noch hervorgehoben, daß nämlich infolge der Deutung jener Entodermschläuche von *Gonothyraea* als Homologa von Radialschläuchen die Bezeichnung des ganzen Knospenentoderms als einer »verästelten Spadix« unstatthaft wird, worüber ich mich schon früher näher ausgesprochen habe.

---

[1] Es mag sein, daß diese von mir häufig beobachtete Cylinderform der Schläuche in andern Fällen durch eine mehr lappige Form ersetzt wird.

Ich gehe jetzt zur Untersuchung des Ectoderms der weiblichen Gonanthenknospen von *Gonothyraea loveni* über. Schon in den jüngsten dieser Knospen zeigt sich eine Verdickung ihres Ectoderms, die am Scheitel am dicksten ist und gegen die Basis abnimmt (Fig. 330 *a*). Der bloßen Verdickung des einschichtigen Ectodermepithels folgt eine Zellenvermehrung und Schichtung in ihm, worauf die äußerste Zellenlage sich als Mantel abhebt (Fig. 327, 329). Jede Knospe hat ursprünglich ihren eignen Mantel; infolge der Zusammendrängung der Knospen verwachsen aber ihre Mäntel in der bei *Campanularia flexuosa* geschilderten Weise (S. 207, Fig. 331, 346). Gleich nach der Mantelbildung tritt am Scheitel der Knospe eine nach innen gerichtete Wucherung des Ectoderms auf, die das darunterliegende Entoderm etwas eindrückt und alsbald sich vom übrigen Ectoderm ablöst, wobei schon eine Zweischichtung, der Vorläufer einer Aushöhlung sichtbar wird (Fig. 330 *b*). Es ist ein ebensolches glockenkernähnliches Innenectoderm, wie ich es bereits von *Sertularia*, *Hydractinia* und *Clava* beschrieben habe.

Am größten ist diese Übereinstimmung mit dem Innenectoderm von *Clava*, denn auch bei *Gonothyraea* löst sich eine äquatoriale einschichtige Zone neben dem Rande des linsenförmigen Innenectoderms vom Ectoderm ab und breitet sich pari passu mit jenem auf dessen Außenseite abwärts aus (Fig. 331 *a*, *b*, *c*). Diese der »Kappe« von *Clava* homologe Schicht von *Gonothyraea loveni* nenne ich aus einem später ersichtlichen Grunde die Tentakelplatte. Unterdessen hat sich das übrige eigentliche Innenectoderm sackartig ausgehöhlt, abgeplattet und abwärts über die Eizellen und Entodermteile auszudehnen begonnen, wobei seine beiden, durch eine bald weitere, bald engere Höhlung getrennten Blätter sich auffallend verdünnen.

Das eben beschriebene Innenectoderm und die Tentakelplatte von *Gonothyraea loveni* sind zweifellos identisch mit dem »Glockenkern« und der »Entodermlamelle« in den Darstellungen von WEISMANN und WULFERT. Der wichtigste sachliche Unterschied in unsern beiderseitigen Angaben betrifft den Ursprung der Tentakelplatte. Bei beiden eben genannten Beobachtern fehlt jeder präcise Nachweis des entodermalen Ursprungs der vermeintlichen Entodermlamelle, die wegen der darin angeblich entstehenden Radialkanäle notwendigerweise eine zweischichtige sein müßte. WULFERT, der die Entwicklung der Knospen von *Gonothyraea loveni* doch nur nebensächlich behandelt, geht über die Entstehung der Entodermlamelle kurz hinweg. WEISMANN zeichnet in der einzigen bezüglichen Abbildung, nämlich in dem optischen Durchschnitt einer ganz jungen Knospe (Nr. 70, Taf. X Fig. 5) auf einer Seite einen dicken »Radialkanal«, während auf der andern Seite jede Spur einer Entodermlamelle fehlt — ein Tatbestand, den ich nach Beobachtungen an zahlreichen Durchschnittsserien für einfach unmöglich erklären muß. Denn erstens legt sich die Tentakelplatte (Entodermlamelle) stets einschichtig an und enthält niemals irgend etwas den Radialkanälen Ähnliches, und ferner muß ich ihren Zusammenhang mit dem Entodermrande ebenso wie für die homologe »Kappe« von *Clava* entschieden bestreiten. Allerdings kommen bei weniger gelungenen Durchschnitten älterer Knospen gelegentlich Bilder vor, in denen jener Zusammenhang wenigstens denkbar erscheint; entscheidend ist aber der Umstand, daß in allen besseren Präparaten derselben Art der untere Rand der Tentakelplatte durch die kontinuierlich über das Entoderm und die Eizellen fortlaufende Grenzlamelle von diesen Teilen unzweideutig getrennt zu sehen ist und zudem gerade anfangs im Bereich der Eizellen um deren ganze Höhe vom Entodermrande absteht (Fig. 331 *a*, *b*). Angesichts dieser Befunde halte ich es für gänzlich ausgeschlossen, daß die Tentakelplatte aus einer Duplikatur des Entoderms hervorgehen könnte.

Sollten aber alle diese Beobachtungen gegenüber der nun einmal so lange eingebürgerten Theorie von der Existenz einer zweischichtigen Entodermlamelle nicht beweiskräftig genug erscheinen, so sei schließlich noch darauf hingewiesen, daß für den Vergleich der Geschlechtsindividuen von *Gonothyraea loveni* mit echten Medusen, worauf es doch vor allem ankommt, eine wirkliche Entodermlamelle nur von negativer Bedeutung wäre. Denn nachdem ich bei allen von mir untersuchten Hydromedusen (außer den schon beschriebenen noch *Obelia* und *Clytia*) als Grundlage der umbrellaren Entodermteile nur die getrennten Radialschläuche gefunden und deren Homologa bei den Campanularien und bei *Gonothyraea* selbst einwärts vom Innenectoderm nachgewiesen habe, würden die Geschlechtsindividuen derselben *Gonothyraea* gerade durch den Besitz der fraglichen Entodermlamelle sich von allen Medusen und medusenähnlichen Bildungen grundsätzlich unterscheiden.

Es fehlt also auch jedes theoretische Motiv, für den entodermalen Ursprung der von mir sogenannten Tentakelplatte irgendwelche hypothetische »Möglichkeiten« anzurufen und meine entgegengesetzten Beobachtungen zu bezweifeln.

Das Innenectoderm von *Gonothyraea* verhält sich nun nicht bloß nach seiner Anlage, sondern auch in seiner weiteren Entwicklung ebenso wie dasjenige von *Hydractinia* und von *Sertularia*. Es überzieht kappenförmig die centrale Masse des Entoderms und der Eizellen, wobei eben auch die beschriebenen Homologa der Radialschläuche unter jene Kappe gelangen. Seine innere Schicht (Manubrium-Ectoderm, Weismann) zieht anfangs glatt über die ins Entoderm eingesenkten Eizellen hin; sobald aber die letzteren aus den Entodermnischen herausgehoben werden, beginnt jene Schicht sie mit einem dünnen Füllgewebe zu umspinnen, das wegen seiner außerordentlichen Zartheit allerdings nur selten ganz deutlich hervortritt (Fig. 334—336). Da die Eizellen auf diese bisher nicht beobachtete Weise unzweifelhaft ins Ectoderm geraten, gehe ich auf eine Untersuchung darüber nicht mehr ein, ob sie dabei die sie ursprünglich bedeckende Grenzlamelle »durchbrechen«. An den schon halb aus den Entodermbuchten vorragenden Eizellen ist diese Lamelle noch nachweisbar (s. o.), später freilich nicht mehr, was aber nach allem, was ich über den Schwund und die Neubildung von Grenzlamellen beobachtet habe, ganz unerheblich ist.

Das ganze Innenectoderm und seine Höhlung dehnen sich in den der Reife entgegengehenden Knospen immer tiefer, zuletzt bis an deren Basis aus, und rufen dadurch unverkennbar das Bild einer Glockenhöhle im Umfange eines mächtigen Manubrium hervor. Es ist aber nach dem Gesagten klar, und ich werde noch darauf zurückkommen, daß dieses Bild ein täuschendes ist. — In den aus dem Gonangium herausgetretenen fertigen Knospen oder den Meconidien löst sich das innere Blatt des Innenectoderms auf und seine Reste ziehen sich darauf unter den dadurch frei gewordenen Embryonen zu einer Scheibe zusammen (vgl. Fig. 344).

Sehr merkwürdig sind die Umbildungen der Tentakelplatte. Man kann sie in ihrer ersten Anlage als einen Ring mit spindelförmigem Durchschnitt bezeichnen (Fig. 331 *b*). Dieser Ring verbreitert sich dann nicht nur abwärts im Verein mit dem Innenectoderm, sondern zieht sich auch gegen den Scheitel der Knospe bis auf eine kleine runde Lücke zusammen, so zwar daß sein diese letztere umkreisender Rand immer noch etwas von dem früheren spindelförmigen Durchschnitt behält, also gegenüber der übrigen dünnen Schicht verdickt erscheint (Fig. 333).

Auch das darüber befindliche apicale Außenectoderm verdickt sich ansehnlich und senkt sich durch die Ringöffnung bis zum Innenectoderm ein. Diese Anschwellungen beider Ectodermschichten werden in der Folgezeit fortdauernd stärker; dann buchtet sich das Innenectoderm (ähnlich wie bei *Clava*) in die den Ring ausfüllende Masse des Außenectoderms aus und bereitet so die kanalförmige Durchbohrung dieser Masse und damit die Eröffnung der das Ovarium umgebenden Höhlung (Glockenhöhle aut.) vor (Fig. 338).

Währenddessen hat sich das verdickte apicale Außenectoderm zu einem mehr oder weniger vorspringenden Polster zusammengezogen, unter dem der Randwulst der Tentakelplatte als heller Körper hervortritt, da seine Zellen sich vergrößert haben und blasig geworden sind. In dieser Zeit beginnen im ganzen ringförmigen Umfange dieses Randwulstes solide Fortsätze aus ihm in das Ectodermpolster hineinzuwachsen und es in entsprechende Zapfen vorzutreiben, woraus die Tentakel der Meconidien hervorgehen (Fig. 332). In jenen dünnen Fortsätzen der Tentakelplatte habe ich anfangs nur eine dunkle axiale Linie, aber keine Zellen erkennen können; später bestehen sie allerdings aus einer einzigen Reihe von blasigen Zellen und erinnern daher unverkennbar an die entodermalen Achsen der Tentakel von Hydranthen und Medusen (Fig. 344). Ungefähr um dieselbe Zeit, wann die Tentakel entstehen, sehe ich den Randwulst der Tentakelplatte sich aushöhlen (Ringkanal aut.).

Was Allman und Weismann über die Verschiedenheit der Tentakel an den männlichen und weiblichen Meconidien von *Gonothyraea loveni* bemerken, glaube ich bestätigen zu können: die Tentakel der weiblichen Knospen entstehen nicht nur früher, sondern scheinen mir im allgemeinen länger zu sein. Ebenso schließe ich mich der Ansicht Weismanns an, daß sie irgendeine Funktion bei der Befruchtung haben. Ich verweise dabei nicht nur auf die echten Medusententakel von *Campanularia calyculata*, sondern überhaupt auf alle die verschiedenen Einrichtungen (Acrocysten, Gallertzapfen, Gallertfäden), die andre Thecaphora zu demselben Zweck erworben haben (S. 155, 176, 203).

Von den seit Allman immer wieder beschriebenen meridionalen Kanälen der Tentakelplatte habe ich niemals eine Spur angetroffen, obgleich ich zahlreiche Querschnittserien daraufhin untersucht habe. Trotzdem will ich ihr Vorkommen nicht für alle Meconidien bestreiten, da es nach den einander widersprechenden Behauptungen über ihre Existenz in den männlichen Meconidien (S. 211) wohl möglich ist, daß sie keine beständigen Bildungen sind, sondern nur gelegentlich erscheinen.

Doch hätten sie als Spaltbildungen in einer dünnen ectodermalen Schicht unter keinen Umständen irgendwelche genetische Beziehungen zu den Radialkanälen der Medusen.

Ungefähr zur Zeit der Eireife treten die fertig entwickelten Knospen nach der Auflösung des Mantels und nach dem Durchbruch der Deckenplatte und der Gonotheca als »Meconidien« aus dem Gonangium hervor, wobei sie an ihre verlängerten Stiele befestigt bleiben. Ausnahmsweise traf ich aber auch in der Entwicklung noch zurückgebliebene Knospen ohne Tentakel und mit unreifen Eiern außerhalb des Gonangium an. — Etwas vor der Eireife beginnt die schon erwähnte Rückbildung des die Eizellen bedeckenden Innenectoderms und des Entodermschlauchs, der sich zuletzt zu einem formlosen Klümpchen im Grunde des Eibehälters zusammenzieht.

Noch wäre über die sterilen Knospen zu bemerken, daß ihr Entodermschlauch regelmäßiger erscheint als in den übrigen Knospen, indem er stets nur einen centralen Zapfen darstellt, aber keine unregelmäßigen Äste hervortreibt. Frühzeitig zieht er sich zurück zugunsten des sich verdickenden Innenectoderms und der ebenfalls verdickten, aber einschichtig bleibenden Tentakelplatte.

Die männlichen Gonangien. Die ersten Knospen der Gonanthen erscheinen ähnlich wie bei *Campanularia verticillata* als platte Taschen; erst in älteren Gonangien sind die neuen Knospen, die stets unterhalb der schon vorhandenen älteren Knospen auftreten, buckel- oder birnförmig. — Nach geeigneter Tinktion heben sich die im Entoderm befindlichen männlichen Keimzellen durch ihre intensive Färbung sehr deutlich von den sie umgebenden hellen Entodermzellen ab. Die ectodermale Herkunft der in den Polypenzweigen vorkommenden Spermatoblasten (Wulfert) kann ich nicht bestätigen, ohne sie deshalb bestreiten zu wollen. Dagegen habe ich mich davon überzeugt, daß die in den Knospen anzutreffenden Spermatoblasten nur teilweise aus dem Entoderm des Gonanthen einwandern, teilweise aber im Entoderm der Knospe selbst entstehen, wie es aus den folgenden, an Neapler Stöckchen von *Gonothyraea loveni* angestellten Beobachtungen hervorgeht.

Die eben fertig gesonderten und in der Regel gruppenweise angehäuften Spermatoblasten der jungen Knospen sind ungefähr ebenso groß wie die normalen Entodermzellen, zwischen denen sie mit ebenen Flächen und scharfen Kanten eingekeilt liegen, so daß das ganze Gefüge wie ein unregelmäßiges Gemäuer aussieht (Fig. 339). Sie enthalten anfangs einen, später zwei, drei und mehr Kerne, die sich in Größe und

Färbung zunächst gar nicht von den Kernen der sie umgebenden Entodermzellen unterscheiden. Dagegen färbt sich das Plasma der Spermatoblasten durchweg ebenso stark wie die Kerne, die meist noch von einem dunkleren Ring umgeben sind. Außer diesen in der Kuppe des Entodermschlauchs sich anhäufenden Gruppen von Spermatoblasten finden sich weiter abwärts ebensolche dunkle Elemente, die genau die basale Hälfte des für eine einzelne Epithelzelle bestimmten Raumes einnehmen, während die andre davon scharf getrennte Hälfte dasselbe klare Plasma nebst Kern[1] enthält wie die angrenzenden, aber doppelt so hohen Epithelzellen (Fig. 339, 340, 345). Daneben sah ich aber auch Epithelzellen mit zwei bis drei Kernen, von denen der der Zellenbasis zunächstliegende Kern von einer dunklen, aber die Außengrenze noch nicht erreichenden Plasmazone umgeben war. Letzteres zeigte sich auch nicht selten an einkernigen Zellen; doch mag ein zweiter distaler Kern dort nicht wirklich gefehlt haben, sondern nur außerhalb des Schnittes geblieben sein.

Stellt man nun diese nebeneinander vorkommenden Befunde zusammen, so ergibt sich dieselbe Entwicklungsreihe, wie bei der entodermalen Entstehung der Eizellen von *Corydendrium*, *Clava*, *Sertularia* usw. (S. 59, 80, 113): eine einfache Entodermzelle wird mehrkernig, das Plasma verdichtet sich um den basalen Kern und trennt sich zuletzt von der klar bleibenden distalen Zellenhälfte, die als einfache Epithelzelle fortdauert, während die proximale Hälfte mit dem verdichteten Plasma zu einem Spermatoblasten wird. Er unterscheidet sich aber von einer Eizelle durch die unveränderte eckige Form und die Indifferenz des Kerns, der sich erst sekundär vervielfältigt.

Bis auf eine noch zu erwähnende Ausnahme sah ich den eben beschriebenen Vorgang in allen von mir untersuchten jüngeren männlichen Knospen sich in gleicher Weise wiederholen und fortsetzen. Der Kontur der Knospen und namentlich des Entoderms blieb dabei unverändert und die Samenzellenbildung ging in ihm innerhalb der Grenzlamelle vor sich. Anfangs bilden die Samenzellen weder eine gleichmäßige, noch eine zusammenhängende Kappe über dem Scheitel des Entodermschlauchs, sondern treten in einzelnen Gruppen auf (Fig. 340, 341); allmählich treten jedoch diese miteinander in Verbindung und die ganze Masse breitet sich zugleich ins Innere des verdickten Entoderms aus, indem immer neue Entodermzellen zur Bildung von Spermatoblasten herangezogen werden (Fig. 342). Bei dieser unregelmäßigen Ausdehnung der Samenzellenmasse bleiben Inseln und Stränge des unveränderten Entoderms dazwischen zurück, die bis an die ursprüngliche Grenzlamelle reichen, so daß jene Masse selbst in vollkommen gestielten Knospen noch vollständig innerhalb des Entoderms ruht. Im weiteren Verlauf der Entwicklung schwinden jene Inseln und soliden Stränge des Entoderms, indem sie zur weiteren Keimzellenbildung verbraucht werden; doch kommt es oft vor, daß abgeschnürte Entodermballen noch längere Zeit in der Keimzellenmasse zurückbleiben, bis diese schon ein regelmäßiges Polster über dem ebenfalls veränderten Entodermschlauch bildet (Fig. 343).

---

[1] Dieser Kern liegt zuweilen außerhalb des Schnittes und scheint dann zu fehlen.

Diese mitten im Spermarium anzutreffenden Entodermreste bezeugen es ganz unzweideutig, daß das Spermarium nicht nur größtenteils aus dem Knospenentoderm entsteht, sondern auch bis zu seiner vollständigen Trennung von ihm in dessen ursprünglichen Bereich verbleibt. Diese Trennung erfolgt aber in derselben Weise wie ich es von den weiblichen Knospen von *Gonothyraea*, sowie von vielen Thecaphora und Athecata, namentlich *Sertularia*, *Diphasia*, *Hydractinia* und *Clava* geschildert habe, nämlich wesentlich durch die Tätigkeit des Entoderms.

Während der Ausbreitung der Keimzellenmasse wird das gleichzeitig wachsende Entoderm der Knospe nicht nur in der beschriebenen Weise zerteilt, sondern auch unregelmäßig gegen die Lichtung ausgebuchtet, gerade so wie durch die Eizellen in den weiblichen Knospen. Und ebenso wie dort beginnt zu einer gewissen Zeit eine aktive Formveränderung des Entodermschlauchs: er zieht sich unter Ausgleichung aller Ausbuchtungen so zusammen, daß er die proximale Hälfte der Knospe einnimmt und mit einer ebenen Fläche an das plankonvexe Spermarium stößt (Fig. 343). Dieses besteht dann noch immer aus dem mauerähnlichen Gefüge der etwas vergrößerten vielkernigen Spermatoblasten, die daher bei der genannten Formveränderung des Spermarium keine aktive Rolle spielen können. Dann zeigt sich zwischen beiden Teilen, dem Spermarium und dem Entodermschlauch eine Grenzlamelle, die natürlich nur eine Neubildung sein kann, da die ursprüngliche Grenzlamelle noch kurz vorher an der konvexen Außenfläche des Spermarium sichtbar war, und die im letzteren enthaltenen Entodermballen doch nicht außerhalb derselben Lamelle liegen können. Das Spermarium von *Gonothyraea loveni* tritt also ebenso wie dasjenige von *Hydractinia* oder wie die Eizellen der vorhin genannten Hydropolypen durchaus passiv aus dem Entoderm heraus.

Später buchtet sich der Entodermschlauch der männlichen Knospen von *Gonothyraea* nach oben gegen das Spermarium aus, das infolgedessen an den Seiten des Entoderms bis zum Knospenstiel hinabgleitet und es haubenförmig überzieht (Fig. 346). Bisweilen wächst der Entodermschlauch auch in den männlichen Knospen von *Gonothyraea* in drei Lappen aus; in der Regel sind aber die beiden seitlichen Lappen schwach entwickelt und nur der mittlere durchzieht gewissermaßen die Achse des Spermarium.

Die geschilderte Entwicklung der Spermatoblasten innerhalb der Knospen bezieht sich natürlich nur auf einen, wenngleich wohl den größten Teil des Spermarium, da es leicht zu konstatieren ist, daß einige Spermatoblasten aus dem Gonanthen in die Knospen einwandern (Fig. 345). Es ist also einmal sicher, daß die Keimzone der männlichen *Gonothyraea loveni* nicht auf die Polypenzweige beschränkt ist, sondern sich von dort aus bis in die Knospen ausdehnt, ähnlich wie nach meinen Beobachtungen eine solche Ausdehnung auch bei andern Hydropolypen stattfindet (*Pennaria*, *Hydractinia*, *Clava*, *Sertularella* usw.). — Zweitens wäre die Frage zu erwägen, ob der beschriebene entodermale Ursprung der in den Knospen anzutreffenden Samenzellen in direktem Widerspruch steht mit der Angabe Wulferts, daß die cönosarcalen Samenzellen ectodermalen Ursprungs seien. Nach meinen obigen Befunden müßte ich diese Angabe deshalb für nicht sehr wahrscheinlich erklären, weil eine zweifache Keimstätte innerhalb derselben Art und desselben Geschlechts bisher nirgends sicher nachgewiesen ist. Nun habe ich aber eine Beobachtung gemacht, die hier ins Gewicht fällt.

Die jüngste der von mir näher untersuchten männlichen Knospen von *Gonothyraea loveni* (Fig. 345) zeigt an der Basis eben eingewanderte oder einwandernde entodermale Samenzellen, außerdem aber am flachen Scheitel eine einfache Lage von Samenzellen, die völlig außerhalb des scharf begrenzten Entoderms, ihm nur aufliegen und sich unzweideutig im Bereiche des Ectoderms befinden. Sie nehmen nur die tiefere Hälfte des Ectodermepithels ein und werden von Ectodermzellen bedeckt, die scheinbar nicht abgeplattet, aber nur halb so hoch sind als die Ectodermzellen jenseits der Samenzellenlage. Dieser Befund kann auf zweierlei Art gedeutet werden: entweder sind diese Samenzellen gerade so durch Teilung aus den apicalen Ectodermzellen hervorgegangen wie die übrigen Samenzellen aus Entodermzellen, oder sie sind ebenfalls im Entoderm entstanden, aber alsbald ins Ectoderm übergetreten.

Für ihren ectodermalen Ursprung und gegen ihre Einwanderung aus dem Entoderm sprechen mehrere sachliche Gründe, vor allem der Umstand, daß sie und das Ectodermepithel über und neben ihnen die gleichen Form- und Lagebeziehungen zeigen, wie die im Entoderm entstehenden Samenzellen und deren Umgebung. Dazu kommt, daß, wie vorhin gezeigt wurde, in allen übrigen Fällen ein wirklicher und aktiver Übergang der Samenzellen aus dem Knospenentoderm in das Ectoderm nicht stattfindet und daß bei der verwandten *Campanularia flexuosa* die Samenzellen sich ebenfalls intracellulär im Ectoderm der im Entstehen begriffenen Knospen entwickeln. Für den entodermalen Ursprung jener Samenzellen von *Gonothyraea,* die ich im Scheitelectoderm einer jungen Knospe antraf, läßt sich dagegen kaum etwas andres anführen, als das schon erwähnte Bedenken, daß in denselben Individuen zwei verschiedene Keimstätten, im Ectoderm und im Entoderm nebeneinander bestehen sollten. Dieser Grund ist aber gegenwärtig von keinem großen Gewicht mehr, nachdem es sich herausgestellt hat, daß die Keimstätte nicht nur innerhalb der Familien und Ordnungen der Hydropolypen, sondern selbst bei den beiden Geschlechtern derselben Art tatsächlich wechselt, wie insbesondere ganz unzweideutig bei *Clava,* wahrscheinlich auch bei *Campanularia calyculata* u. a.

So folgt also aus der Abwägung aller Gründe für und gegen die beiden möglichen Deutungen jenes meines Befundes in einer jungen Knospe von *Gonothyraea loveni,* daß es mindestens das Wahrscheinlichste ist, daß dort neben der gewöhnlichen Entstehung von Samenzellen im Entoderm gelegentlich eine solche im Ectoderm vorkommt, und daß daher Wulferts Angabe vom ectodermalen Ursprung der cönosarcalen Samenzellen mit meinen abweichenden Befunden in den Knospen durchaus nicht im Widerspruch zu stehen braucht. Von welcher Bedeutung diese Tatsache einer zweifachen Keimstätte in denselben Stöcken und Individuen ist, wird sich erst später ergeben.

Aus dem Ectoderm der männlichen Knospen von *Gonothyraea* differenzieren sich zuletzt dieselben Schichten und Gebilde wie in den weiblichen Knospen; dennoch verläuft ihre erste Entwicklung anders als in den letzteren. Nachdem der Mantel sich schon an ganz jungen Knospen vom übrigen Ectoderm abgelöst hat, erscheint eine neue Schicht, nämlich das Innenectoderm erst etwas später als eine gleich das ganze Spermarium überdeckende dünne Zellenlage (Fig. 342). Niemals habe ich es so wie in den weiblichen Knospen als einen dicken, linsenförmigen und mit einer inneren Spalthöhle versehenen Körper unter dem Scheitel des Ectoderms angelegt gesehen; vielmehr blättert es sich in der angegebenen Ausdehnung von dem Außenectoderm ab und bleibt zunächst einschichtig, um sich erst in Knospen, die der Reife entgegengehen, in zwei Blätter zu spalten. Auch macht es die Zusammenpressung der genannten Ectodermschichten durch das schwellende Spermarium in der Regel ziemlich schwierig, sie deutlich zu unterscheiden.

Noch mehr trifft dies bei der Tentakelplatte zu, die ich nur dort, wo die Schichten abnormerweise etwas voneinander abgehoben waren, als eine ungleichmäßige Ringzone zwischen Außen- und Innenectoderm erkennen konnte (Fig. 343). Ihre Verbindung mit dem Entoderm (Entodermlamelle) und »Radialkanäle« habe ich ebenso wenig gesehen wie in den weiblichen Knospen.

Nun hat aber Weismann gerade an den männlichen Knospen von *Gonothyraea* eine ganz andre Entwicklung des Innenectoderms (Glockenkern aut.) und der Tentakelplatte (Entodermlamelle aut.) beschrieben (S. 211). An optischen Durchschnitten solcher Knospen (Nr. 70, Taf. XI, Fig. 3 *Gph* 1) glaubte er nämlich die Anlage seiner »Entodermlamelle« ganz bestimmt in zwei gekrümmten, den kugligen Glockenkern umgreifenden soliden Entodermfortsätzen zu sehen. Dies beruht aber zweifellos auf einer irrigen Deutung eines unklaren Bildes. Vor allem wird die Unzulänglichkeit jener optischen Durchschnitte durch Weismanns eigne Bemerkung in der Figurenerklärung bestätigt, daß die Keimzellen, die »vermutlich« teils in den Glockenkern eingewandert, teils im Entoderm zurückgeblieben waren, überhaupt nicht zu erkennen gewesen seien. Deshalb entging ihm auch die Bedeutung der zwischen den gekrümmten Entodermfortsätzen eingesenkten centralen Masse, die, wie meine entsprechende Abbildung Fig. 341 beweist, eben aus Spermatoblasten besteht, und mit einem »Glockenkern« nichts zu tun hat, der überhaupt nicht als eine dicke Masse, sondern, wie wir sahen, als eine dünne Schicht über dem Spermarium erscheint.

Meine eben zitierte Abbildung (Fig. 341) erklärt aber auch den Irrtum bezüglich der Entodermlamelle. Man denke sich nur den linken Entodermstrang meines Durchschnitts wie den rechten bis an die Peripherie verschoben, und man hat alsdann genau dasselbe Bild wie in dem Weismannschen optischen Durchschnitt. Nun sind aber jene Stränge, wie die ganze Schnittserie lehrt, weder Durchschnitte einer kontinuierlichen, becherförmigen Entodermlamelle, noch umgreifen sie ein glockenkernähnliches Innenectoderm, sondern stellen nur wirkliche Stränge noch unveränderten Entoderms zwischen den bereits differenzierten Spermatoblastenmassen dar. Nimmt man noch hinzu, daß ganz gleiche Entodermstränge auch mitten im Spermarium liegen können (Fig. 342), so ist ihre Deutung als Entodermlamelle im Sinne der früheren Beobachter vollends ausgeschlossen; wobei ich ganz davon absehe, daß eine solche Lamelle noch bei keinem Hydropolypen gefunden worden ist.

Über die weitere Entwicklung der ectodermalen Schichten in den männlichen Knospen von *Gonothyraea* kann ich kurz hinweggehen, da sie sich von derjenigen in den weiblichen Knospen nicht wesentlich unterscheidet. In dem Maße als das Spermarium sich über den Entodermschlauch ausbreitet, wächst auch das Innenectoderm abwärts und spaltet sich allmählich in zwei Blätter, von denen das äußere der Tentakelplatte, das innere dem Spermarium anliegt. Diese eigentliche Hülle des Hodens löst sich aber zur Zeit der Samenreife nicht auf, sondern läßt das Sperma offenbar durch kleine Öffnungen und nur allmählich austreten. Denn ich sehe in den fertigen und aus dem Gonangium ausgetretenen Meconidien die Hodenmasse sich nur allmählich verkleinern und ihre Hülle sich in voller Kontinuität darüber zusammenziehen (Fig. 344). Dadurch erweitert sich natürlich der Spaltraum zwischen beiden Blättern des Innenectoderms zu einer weiten Höhlung, die am Meconidium die Gestalt einer Medusenglocke sehr deutlich hervortreten läßt, besonders da unterdessen die Bildung der Tentakel und die Eröffnung der Höhle nach außen innerhalb des Tentakelkranzes bereits erfolgt ist. Ist das Sperma ganz entleert, dann liegt seine frühere Hülle am Boden der Höhle flach auf dem ebenfalls zusammengesunkenen Entoderm. Das entleerte Meconidium zieht sich übrigens auch im ganzen zusammen; und wenn alsdann die ectodermalen Schichten sich voneinander ablösen, zeigen sich häufig zarte Verbindungsfäden zwischen der Tentakelplatte und dem Außenectoderm.

Aus meiner Darstellung von der Entwicklung und dem Bau der Meconidien von *Gonothyraea loveni* geht deutlich hervor, daß sie allerdings äußerlich durchaus medusenähnlich, aber ihre einzelnen Körperteile mit den entsprechenden Teilen echter Medusen nicht homolog sind. So könnte man nach der äußeren Ähnlichkeit am Meconidium eine dreischichtige Umbrella mit Ringkanal und Tentakeln (freilich ohne Radialkanäle), ferner innerhalb einer Glockenhöhle ein Manubrium mit einem entodermalen Spadix, einem ectodermalen Überzug und dazwischen liegenden Geschlechtsprodukten unterscheiden. Nicht minder erscheint auch die Anlage der »Glockenhöhle« und ihre Auskleidung durchaus glockenkernähnlich. Prüfen wir dagegen die Homologien dieser Teile, so fällt der Vergleich ganz anders aus und entspricht im allgemeinen meinen früheren Ausführungen über die Deutung der Gonanthen von *Hydractinia*, *Clava* und *Sertularia*.

Eine glockenförmige Bildung, die zwischen zwei ectodermalen Epithelien nur noch eine dritte Ectodermschicht, aber keinerlei entodermalen Teile enthält, ist eben trotz aller sonstigen Ähnlichkeiten (Ringkanal, Tentakel) einer Medusenglocke nicht homolog. Ferner habe ich schon mehr als einmal darauf hingewiesen, daß der ganze Entodermschlauch nicht schlechtweg für einen Spadix erklärt werden kann, am wenigsten, wenn er wie in den weiblichen Knospen von *Gonothyraea* in Schläuche auswächst, die sich als allgemeine Homologa der Radialschläuche in den Medusenknospen erweisen (S. 215). Denn wenn dies auch bei *Cordylophora* zunächst nicht evident scheint, so läßt sich doch aus den Befunden bei *Campanularia flexuosa*, *C. verticillata*, *hincksi*, *calyculata* eine vollständige Entwicklungsreihe, angefangen von unregelmäßigen Entodermschläuchen der Knospen bis zu vollkommenen Radialschläuchen und -kanälen zusammenstellen. Freilich ist jene Homologie bei *Gonothyraea* noch recht unvollkommen; darauf kommt es aber weniger an als auf die Tatsache, daß die rudimentären Homologa der Radialschläuche bei diesem Polypen statt in der Umbrella in jenem Teil der Knospe liegen, der bisher als Manubrium angesprochen wurde, aber wie es sich jetzt zeigt, sehr mit Unrecht.

Dies führt uns natürlich zu dem Innenectoderm, das sich über jenes falsche Manubrium ausbreitet. Ich bezweifle nicht im geringsten seine allgemeine Homologie mit einem echten Glockenkern, soweit es sich um seine Entstehung und seine Beziehungen zu den Gonaden handelt; sobald man sich aber vergegenwärtigt, daß jenes Innenectoderm nicht innerhalb der den Radialschläuchen homologen Entodermröhren liegt, sondern umgekehrt diese mit umschließt, so fehlt eben die Identität seiner Lagebeziehungen mit denen eines Glockenkerns, gerade so wie jene Entodermröhren durch ihre Lage grundsätzlich von Radialschläuchen abweichen.

Diese Erwägungen führen also zu dem Schluß, daß die Geschlechtsknospen von *Gonothyraea loveni* allerdings eine Anzahl von Teilen einschließen, von denen jeder für sich allein betrachtet, entsprechenden Medusenteilen homolog ist (Außenectoderm = Exumbrellarepithel, Innenectoderm = Glockenkern, Entodermröhren = Radialschläuchen), daß aber die Verbindung dieser Teile ganz aus dem Rahmen des Medusenbaues fällt.

Kann dies nun etwa durch die Annahme erklärt werden, daß jene Knospen zurückgebildete Medusen sind? — Bei früheren Gelegenheiten habe ich die gleiche Frage in der Regel unbeantwortet lassen können, da es genügte festzustellen, daß in jenen Teilen die evidenten Zeugnisse einer Rückbildung, die rudimentären Medusenteile fehlten und folglich die Annahme einer Rückbildung durch das gerade vorliegende Material gar nicht zu begründen war. Anders ist die Sachlage bei *Gonothyraea*. Hier liegen die wichtigsten Homologien, freilich mit der angegebenen Einschränkung wirklich vor, so daß die Frage wohl berechtigt ist, ob diese Einschränkung einer vollkommenen Homologie sich irgendwie durch eine Rückbildung erklären ließe.

Genau genommen hängt die ganze Divergenz zwischen den Geschlechtsknospen von *Gonothyraea* und den Medusen damit zusammen, daß die Entodermröhren der ersteren statt in die Umbrella in die Keimzellenmasse einwachsen und eben dadurch das Innenectoderm in die »falsche« Lage bringen. Läßt sich nun in diesem Verhalten eine Rückbildung feststellen? Bei den Medusen treten die Radialschläuche so früh auf, daß sie den erst in der Entstehung begriffenen Glockenkern sofort umgreifen und damit den Grundbau der Medusen festlegen. Bei *Gonothyraea* erscheinen dagegen die Entodermröhren erst sehr spät, wenn die Umbrella bereits mit der Tentakelplatte gefüllt ist, und namentlich das Innenectoderm sich schon bis über den ungeteilten Basalabschnitt des Entodermschlauchs ausgedehnt und sich auf diese Weise zwischen ihn und die »Umbrella« eingeschoben hat. Unter diesen Umständen ist es selbstverständlich, daß die späte Entwicklung der Entodermröhren ihr Eindringen in die Umbrella verhindert, woraus sich ergäbe, daß eine etwaige Rückbildung des Medusenbaues in jener Verspätung ihren Grund hätte.

Nun ist es aber eine allgemein anerkannte Erfahrung, daß die ersten Entwicklungsstufen von in Rückbildung begriffenen Körperteilen am längsten intakt bleiben, und daß ferner die erste Anlage jedes Körperteils während des stammesgeschichtlichen Fortschritts in der individuellen Entwicklung niemals auf spätere Stufen vorrückt, sondern eher zurückrückt. Danach beurteilt können die Entodermröhren in den Knospen von *Gonothyraea* nicht in einer Rückbildung begriffen sein; denn sie entstehen viel später als ihre Homologa in den Medusenknospen und im Zusammenhange damit von vornherein in durchaus abweichenden Lagebeziehungen. Die Auffassung der Geschlechtsknospen von *Gonothyraea* als zurückgebildete Medusen läßt sich also in keiner Weise begründen. — Anderseits verlangt die äußerliche

Ähnlichkeit der Meconidien mit Medusen zweifellos eine besondere Berücksichtigung, der ich durch die Bezeichnung der ersteren als »Pseudomedusen« Ausdruck geben möchte.

Übrigens ist *Gonothyraea loveni*, wie es scheint, nicht der einzige Hydropolyp, der solche Pseudomedusen erzeugt. Nach Hargitt (Nr. 38) entwickeln sich die Gonanthen der von ihm aufgefundenen *Pachycordyle weismanni* im wesentlichen ebenso, wie es vorher Weismann für die Meconidien von *Gonothyraea* angegeben hatte. Die fertige Umbrella der Gonanthen jener *Pachycordyle* soll aber nur Spuren der »Entodermlamelle«, keine Radialkanäle, dagegen einen ectodermalen Ringkanal enthalten und keine Tentakel bilden; ferner löst sie sich zuletzt ab und lebt 1—2 Stunden frei schwimmend. Leider erfährt man über die Entstehung der Entodermlamelle von *Pachycordyle weismanni* nichts weiter, als daß sie anfangs als ein scheibenförmiges Blatt zwischen dem bereits abgeplatteten Glockenkern und dem Außenectoderm erscheint, um dann zu verschwinden ohne Radialkanäle zu bilden. Dies mochte für ihre Deutung genügen, solange die Existenz einer umbrellaren Entodermlamelle in den Medusenknospen noch als eine sichere Tatsache galt. Gegenwärtig kann eine solche Entodermlamelle, auch wenn sie bei *Pachycordyle weismanni* existierte, keinen Anspruch machen, ein medusoides Organ zu sein; und da vollends ein wirklicher Nachweis ihres entodermalen Ursprungs fehlt, so möchte ich sie eher für ein Homologon der ectodermalen Tentakelplatte von *Gonothyraea* halten. Sollte sich dies bestätigen, so wären die Gonanthen von *Pachycordyle weismanni* ebensolche Pseudomedusen wie die Meconidien von *Gonothyraea*.

31. Obelia geniculata, O. dichotoma, O. longissima (Taf. XVII, XVIII).

Über die Entwicklung der *Obelia*-Medusen liegen zahlreiche Angaben vor, die aber meist über den Hinweis auf andre Medusen nicht hinausgehen. So erklärten Agassiz (Nr. 1, S. 318) und de Varenne (Nr. 67, S. 662), daß jene Entwicklung ebenso verlaufe wie diejenige der Medusen von *Syncoryne* und *Podocoryne*; Weismann bemerkt nur, daß die Medusen der Obelien sich unter Vermittlung eines Glockenkerns entwickeln (Nr. 70, S. 155), wogegen Hamann (Nr. 36, S. 27, 55) unter Hinweis auf den von Claus festgestellten Bildungsgang der Hydromedusen einige Längs- und Querdurchschnitte abbildet (a. a. O. Taf. V, Fig. 6—9), die die Existenz einer zweiwandigen (primären) Entodermlamelle und ihre interradialen Verschmelzungen unmittelbar demonstrieren sollen — die einzigen bestimmten Abbildungen dieser Art in der ganzen einschlägigen Literatur.

Mereschkowsky gibt an, daß an den jüngsten Medusenknospen der *Obelia flabellata* das Ectoderm durch Einwachsen gegen den Entodermschlauch dessen Kuppe in vier Zipfel teilt, ohne daß diese Ectodermmasse sich als Glockenkern vom übrigen Ectoderm trennte (Nr. 55, S. 253). — Die Angaben der verschiedenen Beobachter über die Keimbildung der Obelien sollen erst später im Zusammenhange besprochen werden.

Ich habe die drei in der Überschrift genannten *Obelia*-Arten im Bau der ganzen Gonangien und in der Entwicklung ihrer Medusen so übereinstimmend gefunden, daß ich sie gemeinsam behandeln und die Reihe der Abbildungen aus allen drei Arten zusammenstellen kann.

Die Gonangien entwickeln sich auf ihren kurzen geringelten Stielen zu kegelförmigen Kapseln, deren Gonanthen wie bei den übrigen Thecaphora mit einer Deckenplatte der Gonotheca anliegen, im übrigen Umfange aber von ihr abstehen (Fig. 347). Während des folgenden Wachstums des ganzen Gonangium erweitert sich der Gonanth zu einem ansehnlichen Schlauch, der sich durch eine Einschnürung von der abgeflachten Deckenplatte absetzt. In dem Maße als er von oben abwärts fortschreitend Medusenknospen erzeugt, nimmt die Weite des Schlauchs wieder ab (Fig. 348); sobald die obersten Medusenknospen ihrer Vollendung entgegengehen, beginnen die Deckenplatte und die oberen Abschnitte des Gonanthen zu schrumpfen, was sich dann abwärts fortsetzt. Über der Deckenplatte erhebt sich darauf die Gonotheca zu einem flaschenhalsähnlichen Aufsatz, dessen Schlußseite einsinkt und zur Zeit, wann sich die ersten Medusen abgelöst haben, durchbricht und ihnen den Ausgang eröffnet.

Die ersten Medusenknospen entstehen sehr früh dicht unter der Deckenplatte und im ganzen queren Umfange des Gonanthen, worauf nach einiger Zeit ein neuer Ring von Knospen unter dem ersten auftritt; dies setzt sich so lange fort, als der Gonanth durch neuen Ansatz am unteren Ende wächst und bis nach dem Aufhören dieses Wachstums die Knospen den Stiel des Gonanthen erreicht haben. — Die ersten Knospen erscheinen als einfache indifferente Ausstülpungen der Gonanthenwand, ohne daß sich an ihr gleichzeitig merkliche Veränderungen zeigen (Fig. 347); später verdünnt sich aber das Ectoderm des Gonanthen in der Knospungszone außerordentlich und behält nur in der darunterliegenden Region die ursprüngliche Dicke (Fig. 348). Dort zeigen sich die ersten Anlagen neuer Knospen an der oberen Grenze des verdickten Ectoderms als Anschwellungen der Gonanthenwand und namentlich ihres Ectoderms, das einen in der Mitte stärkeren und gegen den Rand hin sich verdünnenden Schild bildet (Fig. 349). Das darunterliegende Entoderm zeigt nur eine Aufwulstung rund um das Centrum der Anlage, wodurch ein Grübchen im Entoderm entsteht — der Anfang der folgenden Ausstülpung.

Diese vollzieht sich dann am Entoderm in der einfachen Weise, daß das Grübchen sich nach außen sackartig erweitert, ohne daß sein Entodermepithel sich von demjenigen des Gonanthen unterschiede (Fig. 348). Anders verhält sich aber das Ectoderm der Knospe. Es überzieht das Entodermsäckchen in gleichmäßig dicker Schicht, die jedoch an der Basis der Knospe wie abgeschnitten aufhört und ohne Übergang an das nunmehr vielfach dünnere Ectoderm des Gonanthen stößt. Da nun das Knospenectoderm aus dem beschriebenen Ectodermschilde des Gonanthen hervorgeht, dessen Durchmesser doppelt so groß ist wie derjenige der Knospenbasis, so ergibt sich daraus, daß die Masse des Schildes sich bei der Bildung der Knospe ganz bedeutend konzentrisch zusammengezogen hat. Eine ähnliche Zusammenziehung muß aber auch bei der Entstehung des Schildes selbst stattgefunden haben, weil das ursprüngliche Gonanthenectoderm rund um den Schild sich so außerordentlich verdünnt, also an Masse verliert. Summiert man also beide Zusammenziehungen des Ectoderms, so folgt daraus, daß bei der Bildung einer Medusenknospe von *Obelia* Gonanthenteile nicht nur aus der nächsten Nähe, sondern aus einem ziemlich weiten Umkreise durch Wachstumsbewegung, also passiv in die Knospe eingeführt werden.

Darf man nun ähnliche Verhältnisse auch für die wachsenden Geschlechtsindividuen andrer Hydropolypen annehmen, so veranschaulicht jene Beobachtung an *Obelia* das bedeutende Maß an passiver Ortsveränderung, der die einzelnen Keimzellen des Gonanthen, und selbst der Hydranthenzweige während der Entstehung des ersteren und seiner Knospen unterliegen.

Früher als jede andre Differenzierung der Knospe erscheint diejenige eines Mantels, den ich schon an dem beschriebenen Ectodermschilde sah. Es ist eine dünne oberste Schicht des Ectoderms, die sich bis zur Basis der Knospe abhebt, dort aber in das Gonanthenectoderm übergeht. Jede Medusenknospe erhält ihre eigne Tunica; wo sich aber die Knospen zusammendrängen, verschmelzen die sich berührenden Seitenwände ihrer Mäntel miteinander (Fig. 348).

Die halbkuglige Gestalt der jüngsten Knospen geht allmählich in eine kuglige über, indem sich ihre Basis vom Gonanthen abzuschnüren beginnt; doch ist die Einschnürung so eng, daß von einem wirklichen Stiel in der Regel nicht gesprochen werden kann, und die Knospen dem Gonanthen unmittelbar ansitzen. Während dieser Abschnürung verschiebt sich die Masse des Ectoderms in die distale Hälfte der Knospe, so daß es gegen den Gonanthen hin ganz dünn wird (Fig. 352 ff.). Zur selben Zeit entstehen die Grundlagen des Medusenbaues in den Knospen, die vier Radialschläuche und der Glockenkern. Am Rande der Entodermkuppe erheben sich in gleichen Abständen vier Zipfel derselben, und sobald sie etwas stärker geworden sind, setzt sich auch die Entodermhöhlung in sie fort, wodurch vier kurze Ausstülpungen des Entodermschlauchs hergestellt werden, eben die jungen Radialschläuche (Fig. 351). An Querdurchschnitten solcher Knospen sieht man, daß die Schläuche weiter auseinanderstehen als bei den meisten bisher besprochenen Medusen (Fig. 359), dagegen ebenso wie bei diesen in vier Längsrinnen des ungeteilten Entodermschlauchs auslaufen, die von ebensovielen Falten (Täniolen) eingefaßt werden (Fig. 358). Da ich nun Andeutungen dieser Täniolen und Rinnen schon vor dem Erscheinen der Radialschläuche gesehen habe, so unterliegt es keinem Zweifel, daß sie auch bei *Obelia* in derselben Weise wie bei allen übrigen Hydromedusen die Vorstufen und unmittelbaren Ursachen der Entwicklung der Radialschläuche darstellen. Auch die Hydranthenköpfchen von *Obelia* enthalten in ihrer oberen Hälfte vier bis fünf solcher Täniolen (Fig. 367), die als die Vorläufer derselben Bildungen in den Medusenknospen anzusehen sind, und auf die schließlich die Radialschläuche der letzteren zurückzuführen sind.

In dem Maße, als die Radialschläuche sich verlängern, wird der zwischen ihnen entstehende centrale Zwischenraum von einer entsprechenden, nach innen vorspringenden Wucherung des Ectoderms eingenommen, die sich nach einiger Zeit von dem äußeren Ectoderm ablöst und noch etwas später eine kleine innere Höhlung erhält (Fig. 351—356). Dies ist der Glockenkern, der also nicht nur als eine durchaus solide Bildung entsteht, sondern auch mehr als irgendein andrer echter Glockenkern von der allgemein angenommenen Gestalt einer solchen Anlage, nämlich einer ganz apicalen, halbkugligen oder kegelförmigen Einwucherung des Ectoderms abweicht.

Betrachtet man nur Längsdurchschnitte, die zwei Radialschläuche treffen (Fig. 352), so kann man sich über die erste Form des Glockenkerns ebenso täuschen wie über die Bedeutung der beiden Schläuche.

So hielt z. B. HAMANN in einem ähnlichen Präparat die letzteren für die Durchschnitte einer zweiblättrigen Entodermlamelle und erläuterte dies durch einen hinzugefügten, frei konstruierten Querdurchschnitt mit einem doppelten Entodermringe (Nr. 36, S. 27, 55, Taf. V Fig. 7, 8), während in wirklichen Querdurchschnitten solcher Knospen die Radialschläuche, wie wir sahen, voneinander weit abstehen. Ebenso sieht auf den eben erwähnten Längsdurchschnitten der Glockenkern zwischen den leicht hakenförmig gebogenen Radialschläuchen ebenso aus wie in gleichen Durchschnitten andrer Medusenknospen, nämlich wie ein abgestumpfter Kegel. Aus den Querdurchschnitten (Fig. 359) ist es aber ohne weiteres ersichtlich, daß der vermeintliche Kegel nur das Mittelstück des Glockenkerns ist, und daß er interradial zwischen den Schläuchen sich kreuzförmig bis an das Außenectoderm (Exumbrellarepithel) erstreckt. Kehrt man dann zu den Längsdurchschnitten zurück und verfolgt sie von der zuerst bezeichneten Radialebene bis zu einer Interradialebene (Fig. 352—354), wo der vorher sichtbare Radialschlauch fehlt, so sieht man, daß der Glockenkern dort, statt central zu bleiben, seitlich bis unter das Niveau der Schlauchbasen hinabreicht und folglich, da dort die Faltenbucht der Täniolen liegt, diese ausfüllt (Fig. 358, 365).

Konstruiert man nun denselben Glockenkern aus der ganzen Schnittserie zu einem vollständigen Körper (Fig. 355), so erscheint er als eine flache Kappe mit vier interradialen, abwärts gebogenen (Subumbrellar-) Zipfeln, zwischen denen oben die kurzen Schläuche, unten die Rinnen des Entodermschlauchs liegen. Da nun diese Rinnen und die mit ihnen alternierenden Täniolen die ursprünglichen Bildungen und die Schläuche nur als ihre Fortsetzungen aufzufassen sind, so folgt daraus, daß der Glockenkern von *Obelia* sich in seiner Ausbreitung jenen primären entodermalen Bildungen anpaßt, seine Gestalt von ihnen erhält und nicht sie durch seine Bildung erst hervorruft.

Ganz dasselbe haben wir schon am Innenectoderm, dem Homologon des Glockenkerns bei nicht medusoiden Gonanthen und Keimsäcken kennen gelernt. Bleibt der Entodermschlauch ungeteilt, so breitet sich das Innenectoderm kappenförmig über ihn aus (*Hydractinia*, *Clava*, *Sertularia*, *Diphasia*, *Plumularia*); verästelt er sich in Entodermröhren, so dringen Fortsätze der Kappe zwischen sie ein (*Cordylophora*, *Halecium* ♀, *Gonothyraea* ♀). Daher braucht man sich an den Medusenknospen von *Obelia* nur die vier Radialschläuche hinwegzudenken, um zu verstehen, daß der Glockenkern alsdann eine ebenso vollkommene Kappe wie bei den Gonanthen und Keimsäcken der erstgenannten Polypen bilden würde. Und bei den Medusenknospen der Athecata verhält es sich im Grunde genommen nicht anders. Allerdings schließen in der Regel die dicht aneinander grenzenden Radialschläuche den Glockenkern scheinbar ganz von der Außenseite, d. h. von der Berührung mit dem seitlichen Außenectoderm aus; aber Reste seiner interradialen Fortsätze finden sich doch bei *Tubularia, Syncoryne, Bougainvillea* und ganz allgemeinin den überall anzutreffenden Subumbrellarzipfeln.

So zeigt sich in allen genannten Geschlechtsindividuen der Hydropolypen die Vielgestaltigkeit des Innenectoderms und des Glockenkerns doch darin gleich, daß sie der Ausdruck ihrer jeweiligen Anpassung an das Entoderm ist, und daß eine ursprüngliche selbständige Form keinem von beiden zukommt. Von allen Medusenknospen der Hydropolypen sind aber diejenigen von *Obelia* am meisten geeignet, dies zu erläutern und den Irrtum aufzudecken, als wenn der Glockenkern die Entodermkuppe der Knospe becherförmig einbuchte (Hamann).

Schon in der zuletzt beschriebenen Entwicklungsperiode platten sich die Medusenknospen von *Obelia* an der distalen Seite ab, während sie sich im Niveau der kurzen gekrümmten Radialschläuche verbreitern. Nur gelegentlich und namentlich bei *Obelia longissima* traf ich statt einer solchen Schüsselform vielmehr eine Becherform an, was aber nicht lange anhält (Fig. 364). An der Verbreiterung nimmt auch der Glockenkern teil, dessen horizontale Spalthöhle (Glockenhöhle) die bekannten beiden Schichten, das Subumbrellarepithel und den Überzug des Manubrium trennt. Das unter dem Glockenkern befindliche Centrum der Entodermkuppe, das schon vorher flach gewölbt war, erhebt sich darauf zum Spadix (Fig. 357), den die tiefere Glockenkernschicht wie ein Mantel überzieht, wodurch dann das Manubrium hergestellt wird.

Die geschlossene Glockenhöhle dauert jedoch nur eine sehr kurze Zeit. Ihre Decke, die aus dem Mittelteil des Subumbrellarepithels und der anliegenden Portion des Außenectoderms besteht, verdünnt sich und zerreißt sehr bald; dadurch wird die Glockenhöhle weit geöffnet, bevor sie über die Form einer kaum gekrümmten Spalte hinausgekommen ist. Nur bei *Obelia longissima* erfolgt die Eröffnung der Glockenhöhle etwas später (Fig. 364). Der äußere und der innere Rand der Öffnung bleiben noch einige Zeit getrennt, verschmelzen aber dann unter Ausfall eines Velum zum Glockenrand, der dem niedrigen, breiten Manubrium noch eng anliegt, weshalb auch die rudimentäre Glockenhöhle zwischen dem letzteren und der niedrigen Umbrella spaltförmig bleibt.

Da die angegebene Verbreiterung der schüsselförmigen Knospe hauptsächlich durch eine starke Ausladung der Radialschläuche bewirkt wird, so erhält auch der quere Umriß der ganzen Knospe eine viereckige Form, die sich erst spät verliert. Eine noch wichtigere Gestaltveränderung der Knospe besteht darin, daß ihre Unterseite sich fortdauernd abflacht und das dicke Manubrium in demselben Maße aus dem Grunde der Umbrella hervortritt (Fig. 362, 363). Dies geschieht aber bald früher, bald später, und je nachdem der Glockenrand schon ganz horizontal umgelegt oder noch aufgekrümmt ist, treffen die Querdurchschnitte der Knospe die Radialschläuche bald quer, bald der Länge nach, was die Deutung der Bilder erschwert. Und doch sind die Querdurchschnitte für das Verständnis der nächsten Umbildungen der Radialschläuche unerläßlich.

Trotz der anfänglichen ansehnlichen Abstände dieser Schläuche voneinander entstehen zwischen ihnen ebenso wie bei den Medusen der Athecata und von *Campanularia calyculata* Umbrellarplatten. Nachdem die Radialschläuche einen linsenförmigen Durchschnitt erhalten haben und erheblich breiter geworden sind, rücken ihre Kanten längs des Außenectoderms immer näher zusammen, bis sie in den Interradien zwischen ihm und dem Subumbrellarepithel zusammentreffen und verschmelzen (Fig. 360, 361, 366). Diese von Anfang an einschichtigen Verbindungsstreifen ziehen sich darauf zu den dünnen Umbrellarplatten zwischen den in den Radien verbleibenden Radialkanälen aus. Die Bildung des Ringkanals erfolgt erst spät und anscheinend durch Spaltung im oberen Rande der Umbrellarplatten. Die Umbrella ist aber zur selben Zeit so schmal, und die Radialschläuche sind dann noch so kurz, daß man bei der geschilderten unregelmäßigen Abplattung der Knospe in einem Querdurchschnitt oft einen Schlauch der Länge nach und im Zusammenhange mit dem Centralmagen, andre Schläuche im Querdurchschnitt mit oder ohne sie verbindende Umbrellarplatten sehen kann (Fig. 361). Ist die Umbrella ganz eben ausgebreitet, dann kann man in einem Querdurchschnitt alle Radialschläuche in ihrer vollen Länge vom Centralmagen bis zum Ringkanal übersehen (Fig. 369).

Durch die Entwicklung der Umbrellarplatten wird das Subumbrellarepithel auch interradial vom Außenectoderm abgehoben und erreicht es erst unterhalb jener Platten und des Spadix wieder, nämlich mit seinen tiefsten, in den ursprünglichen Täniolen liegenden (Subumbrellar-) Zipfeln (S. 233). Nur ist dabei zu beachten, daß infolge der Gestaltveränderung der ganzen Knospe die Täniolen an den Boden des Magens zu liegen kommen (Fig. 368).

Nach der Herstellung der Umbrellarplatten bildet das ganze umbrellare Entoderm einen zusammenhängenden oberen Rand, in dem der Ringkanal verläuft, und der von einem ansehnlich verdickten Ectoderm überzogen wird. Von diesem Entodermrande wachsen die soliden entodermalen Tentakelachsen in das Ectoderm ein und buchten es weiterhin zu den freien Tentakeln aus (Fig. 368). Bei allen drei *Obelia*-Arten sah ich gleichzeitig 24[1] Tentakel entstehen, vier in den Radien, die übrigen interradial. Die verdickten Basen dieser Tentakel lassen sich mit den hohlen Randwülsten der athecaten Medusen nicht vergleichen, da ihre Verdickung nur vom Ectoderm herrührt (Fig. 378) und ihre solide entodermale Achse sich ebenso wie im übrigen Tentakel in die bekannten Scheibenzellen verwandelt, von denen die ersten drei bis vier Zellen noch im ungeteilten Ectodermrande stecken. Diese letzteren blähen sich alsbald auf und bilden einen hellen ovalen Körper, der sich ein wenig über die exumbrellare Seite des Ringkanals proximalwärts verschiebt; zuletzt höhlt er sich aus und wird zu dem hellen Bläschen, das der Wurzel jeder Tentakelachse angeschlossen ist (Tentakelbläschen).

Die Statolithencysten entstehen sehr früh im Ectoderm an der Innenseite der Tentakelbasen (Fig. 368, 378); doch konnte ich ihre gewebliche Differenzierung nicht erkennen. Sie erscheinen bei *Obelia* in der Achtzahl und liegen je zu beiden Seiten der interradialen Tentakel. — Ein Velum fehlt den Obelien, obgleich die Anlage dazu in der ursprünglichen Decke der Glockenhöhle vorhanden ist (S. 234, Fig. 364).

Das Manubrium der Obelien ist anfangs halbkuglig, erhält dann durch eine quere Einschnürung nahe der Mitte eine Birnform, und die Zunahme dieser Einschnürung sondert die beiden Hälften des Manubrium ziemlich scharf (Fig. 363, 368, 375, 376). Die proximale Hälfte behält zunächst die halbkugelige Gestalt; die distale Hälfte plattet sich am Ende ab, die Schlußwand verdünnt sich und bricht schließlich nach außen durch (Mund). Dadurch wird die distale Hälfte des Manubrium becherförmig; der viereckige Mundrand kann etwas zusammengezogen sein oder sich nach außen umschlagen (Fig. 376, 378).

Die Abschnürung der Meduse vom Gonanthen erfolgt noch vor dem Durchbruch des Mundes; dann wird auch die Mantelhülle durchbrochen, doch können die fertigen Medusen noch einige Zeit im Gonangium verweilen, ehe sie es verlassen.

---

[1] Hincks gibt für die sich ablösenden Medusen von *Obelia dichotoma* nur 16 Tentakel an; dies mag sich aber nur auf die an den englischen Küsten gesammelten Stöcke beziehen, während meine Stöcke aus Neapel stammen.

Die Keimbildung ist in den drei von mir untersuchten *Obelia*-Arten merkwürdig verschieden: bei *Obelia geniculata* und *Obelia dichotoma* habe ich in den Gonangien nirgends eine Spur von Keimzellen gesehen, wohl aber bei *Obelia longissima*, auf die allein sich also die folgenden Angaben beziehen. Die Eizellen befinden sich durchweg im Entoderm. Die jüngsten derselben, die jedoch durch den großen hellen Kern und die dunkle Plasmazone sicher zu erkennen waren, traf ich im Gonanthen dicht unter jüngeren Knospen und in deren Stiel, größere in der Basis des Spadix, wohin sie durch die Täniolen direkt gelangen (Fig. 364—366). Doch kommen jüngste Eizellen auch in den Medusenknospen selbst vor, so daß *Obelia longissima* einen neuen Beleg für die Ausbreitung der Keimzone über mehr als ein Individuum liefert.

Obgleich ich die erste Entstehung dieser Eizellen nicht so bestimmt habe verfolgen können wie etwa bei *Corydendrium, Clava* u. a., so sah ich doch viele der jüngsten von ihnen in einer solchen Lage, daß ihr Ursprung aus Teilen von Entodermzellen mir kaum zweifelhaft erscheint (Fig. 365, 377). Denn in der Regel befinden sich die vergrößerten, aber erst von einer dünnen dunklen Plasmazone umhüllten Eikerne mitten in den großen Entodermzellen, und zwar meist in deren basalen Hälften, aber von der Grenzlamelle entfernt; und diese basalen Zellhälften hängen teils sogar noch mit den andern, einfache Kerne enthaltenden Hälften zusammen, bilden also mit ihnen ein einheitliches Element, ehe sie sich von ihnen völlig trennen. Während dann die Plasmazone der künftigen Eizelle wächst, schwindet das umgebende helle Zellprotoplasma, wird also in jene Zone einbezogen; folglich geht bei *Obelia longissima* die ganze basale Hälfte einer Entodermzelle in eine Eizelle über. Weitere Beweise eines entodermalen Ursprungs der Eizellen andrer Obelien werde ich weiter unten anführen.

Die Eizellen von *Obelia longissima* steigen wie es scheint in der Regel ebenso wie die Eizellen von *Podocoryne* interradial zum Spadix hinauf (Fig. 365); dort angelangt, verteilen sie sich aber unregelmäßig im ganzen Umkreise des Spadix (Fig. 366). Sobald alsdann die Radialkanäle der nahezu fertigen Meduse sich zu verlängern beginnen, und dabei auch die Basis des Manubrium viereckig ausgezogen wird, rücken die Eizellen in vier Gruppen in jene radialen Ecken des Spadix (Fig. 377). Dies rechtfertigt die Annahme, daß jene radiale, und wie wir gleich sehen werden, fortdauernde Wachstumsverschiebung des Manubrium und des Spadix die in ihm eingeschlossenen Eizellen passiv in die vier centrifugalen Richtungen mitzieht, und daß der Anfang dieser Bewegung schon in der ersten Ablenkung der Eizellen aus den Interradien zu erkennen ist.

In jeder jener vier radialen Gruppen befinden sich anfangs bloß einige größere Eizellen, die teilweise noch durch deutliche Entodermzellen getrennt sind. Allmählich rücken aber die wachsenden Eizellen dichter zusammen, und dadurch werden die zwischenliegenden und die sie umgebenden Entodermzellen abgeplattet, so daß die Eizellen zuletzt nur durch dünne Membranen getrennt, wie in einem Säckchen eingeschlossen erscheinen. Diese ganze Ausbildung der radialen Ovarien von *Obelia longissima* schließt die Auffassung aus, daß sie ins Ectoderm übergetreten seien; und obgleich ich den vollen Reifezustand dieser Medusen nicht kennen gelernt habe, machen es die noch zu schildernden Beobachtungen an den reifen Medusen von *Obelia geniculata* sehr wahrscheinlich, daß die Eizellen von *Obelia longissima* niemals das Entoderm verlassen.

Bestimmter läßt sich die Lageveränderung der Ovarien von *Obelia longissima* verfolgen, die, wie bekanntlich alle Ovarien der reifen Medusen von *Obelia* und aller Thecaphora überhaupt, sich schließlich im Verlauf der Radialkanäle in der Subumbrella befinden. Zunächst scheint ja nichts einfacher als die Annahme, daß jene im Manubrium entstandenen Ovarien von *Obelia longissima* durch eine Wanderung oder Verschiebung an ihren definitiven Platz in der Subumbrella gelangen. Nun ist aber eine aktive Wanderung, wie sie für die einzelne junge Eizelle möglich ist, für das ganze Ovarium natürlich ausgeschlossen; und selbst eine passive Verschiebung desselben durch eine Wachstumsbewegung des umgebenden Ento- und Ectoderms bliebe unverständlich, falls man voraussetzte, daß das ursprüngliche Manubrium der Obelien ebenso wie bei den athecaten Medusen im ganzen an seiner Stelle bliebe und in das definitive Manubrium überginge. Denn unter diesen Umständen müßten vier radiale Ausschnitte des Manubrium für sich allein aus ihm hinauswachsen — eine Vorstellung, die man ohne zwingende Gründe sich kaum wird aneignen wollen. Der ganze Vorgang erklärt sich nun tatsächlich ganz anders.

Es wurde schon die Sonderung des Manubrium in eine becherförmige distale und eine halbkuglige proximale oder basale Hälfte beschrieben. Die letztere flacht sich immer mehr ab und wird dadurch zu einem niedrigen Polster, in dessen vier Ecken die Ovarien genau über der Wurzel der Radialkanäle vorspringen (Fig. 375, 376). Je weiter die Abflachung fortschreitet, desto mehr sinkt das Polster in das Niveau der Subumbrella hinab, bis es nur noch als centraler Teil derselben erscheint, während nur die becherförmige distale Hälfte des ursprünglichen Manubrium sich als das definitive Manubrium der freien Meduse aus der Subumbrella erhebt (Fig. 378). Dadurch aber, daß jenes Polster in die Subumbrella hinabsinkt, werden die darin enthaltenen proximalen Abschnitte der vier radialen Rinnen des Spadix in den Verlauf der Radialkanäle einbezogen und fügen sich ihnen als proximale Fortsetzungen an; die ihnen anliegenden Ovarien sind alsdann Anhänge der Radialkanäle geworden, ohne ihren ursprünglichen Platz wirklich verlassen zu haben. Die in der Basis des ursprünglichen Manubrium entstehenden vier radialen Ovarien von *Obelia longissima* werden also rein passiv, durch eine Wachstumsbewegung des ganzen Manubrium in die Subumbrella verlagert, indem dessen proximale Hälfte vollständig in die Subumbrella einbezogen wird.

Diese Verlagerung ist aber natürlich nur eine Fortsetzung jener früheren Wachstumsbewegung des Manubrium, wodurch es viereckig wurde und die Eizellen ebenfalls radial verteilte. Und so zeigt sich in diesem Fall ebenso deutlich wie bei *Podocoryne* (S. 30ff.), daß die durch das Wachstum und die Entwicklung der Medusenknospen erzeugten Formbedingungen es sind, die die einzelnen Eizellen und die ganzen Ovarien in ganz bestimmten Bahnen dirigieren, ohne daß irgendeine, einem Instinkt ähnliche hypothetische Kraft in Frage kommen könnte. — Was aber für die *Obelia*-Medusen nachgewiesen wurde, darf doch wohl für alle Medusen der Campanulariden gelten, woraus sich am einfachsten erklärt, warum bei ihnen die interradial zum Manubrium führende Bahn nicht wie bei den Medusen der Athecata beibehalten wurde und in interradiale Gonaden des Manubrium auslief, sondern in die Radialkanäle abgelenkt wurde.

An den ältesten von mir beobachteten Medusen von *Obelia longissima* lagen die Ovarien noch immer näher dem definitiven Manubrium als dem Schirmrande, ganz so wie es van Beneden an älteren Medusen derselben Species zeichnet (Nr. 4, Taf. II, Fig. 15)[1]. Eine distalwärts gerichtete weitere Verschiebung der Ovarien unsrer *Obelia* kann daher allenfalls in noch späterer Zeit eintreten.

---

[1] Über die Identität der van Benedenschen *Campanularia gelatinosa* mit *Obelia longissima* vgl. Hincks (Nr. 45, S. 155) und Hartlaub (Nr. 41, S. 172). Die von Hartlaub damit identifizierte *Obelia polystyla* stimmt aber weder nach der Zahl der primären Tentakel (48 statt 24) noch nach der Lage der Ovarien (in der Mitte der Radialkanäle) mit *Obelia longissima* überein.

Von den Ergebnissen meiner Untersuchung der Obelien hebe ich zunächst hervor, daß ihre Medusen sich in der Hauptsache so entwickeln wie die andern von mir untersuchten Hydromedusen. Die einzigen bestimmten Angaben von Hamann, der eine doppelwandige Entodermlamelle mit ihren oft citierten angeblichen Neubildungen gerade an den Medusenknospen von *Obelia* gesehen haben will, erweisen sich als Irrtümer, die um so auffälliger sind, als gerade bei diesen Knospen der Abstand der vier Radialschläuche voneinander ein besonders großer ist. — Die für *Obelia* besonders bezeichnenden Eigentümlichkeiten der Medusenbildung sind 1) die Kürze der Radialschläuche und Radialkanäle, 2) die Abplattung der ganzen Knospe und des Glockenkerns, 3) die frühe Eröffnung der Glockenhöhle nach außen, 4) der Mangel eines Velum und der Randwülste und 5) die Einbeziehung der basalen Hälfte des Manubrium in die Umbrella.

Ein zweites Ergebnis von allgemeiner Bedeutung ist der Nachweis, daß bei *Obelia longissima* wenigstens die Eizellen im Entoderm des Gonanthen und im Magenentoderm der Knospe entstehen, und in der Basis des Spadix die Bildung der Ovarien veranlassen, deren Vorrücken in die Radialkanäle nur passiv durch die Einbeziehung der ganzen basalen Manubrium-Hälfte in die Subumbrella erfolgt. — Ganz anders lauten dagegen die Befunde über die Keim- und Ovarienbildung bei andern Obelien, die bekanntlich erst während des freien Medusenlebens vor sich geht.

Ich sehe hier ganz ab von der Angabe de Varennes, daß die Keimstätte der *Obelia geniculata* sich im Entoderm des Stammes befinde; denn tatsächlich beginnt die Eibildung bei dieser Species nach Böhm, Weismann und nach meinen eignen Beobachtungen erst in den freien Medusen. Böhm (Nr. 7, S. 125) sieht die Keimzellen derselben Obelien an der Stelle der künftigen Gonaden entstehen, die Eizellen aus dem Entoderm der Radialkanäle, das Sperma aus dem anliegenden Ectoderm; und Mereschkowsky bestätigt jenen Ursprung der Eizellen (Nr. 55). Nach Hartlaub verläuft aber die Keim- und Ovarienbildung von *Obelia adelungi* und *Obelia helgolandica* anders; beiderlei Keimzellen entwickeln sich im Ectoderm des Manubrium, um dann längs der Radialkanäle bis zur Bildungsstätte der Ovarien und Spermarien vorzurücken, wobei die Spermatoblasten im Ectoderm blieben, die Eizellen dagegen früher oder später in das Entoderm überträten (Nr. 40, S. 18, 24).

Zuerst fällt natürlich die Verschiedenheit der Keimzone oder der Region auf, wo die Keimzellen der verschiedenen *Obelia*-Arten entstehen: bei den reifen Medusen von *Obelia geniculata* in den künftigen

Gonaden selbst (BÖHM), bei den jungen Medusen von *O. adelungi* und *O. helgolandica* im Manubrium (HARTLAUB) und bei *O. longissima*, wie ich zeigte, vom Gonanthen an bis in das Manubrium und die künftigen Ovarien. Die Beobachtungen BÖHMS an *O. geniculata* kann ich bestätigen (s. u.); die Angabe HARTLAUBS von der Beschränkung der Keimzone seiner Obelien auf das Manubrium scheint mir dagegen nicht genügend begründet. Er sah die ersten Eizellen an den jungen Medusen vom zweiten Tage nach ihrer Ablösung am Anfang der Radialkanäle, dann rücken sie in den Radialkanälen weiter vor, um erst viel später sich in Aussackungen derselben, d. h. in Ovarien anzusammeln. Dieses Vorrücken erklärte HARTLAUB aus einer aktiven Bewegung der Keimzellen, und schloß daraus, daß auch die in den Ovarien selbst anzutreffenden jüngsten Eizellen aus dem Manubrium eingewandert seien. Nachdem ich aber festgestellt habe, daß die basalen Teile des ursprünglichen Manubrium der Obelien durch eine Wachstumsbewegung in die Subumbrella vorgeschoben werden, liegt es auf der Hand, daß die in jenen manubrialen Teilen befindlichen Eizellen nicht nur bei *Obelia longissima*, sondern bei allen Obelien, wo sie sich anfangs im Manubrium befinden, ebenfalls rein passiv in die Radialkanäle und bis in die Ovarien verlagert werden müssen.

Es liegt daher gar kein Grund für die Annahme vor, daß, wo auf dieser ganzen Strecke und zuletzt in den Ovarien selbst, die ersten Entwicklungsstufen von Eizellen angetroffen werden, diese nicht an Ort und Stelle entstanden, sondern vom Manubrium her eingewandert wären. Und da wie gesagt, nach BÖHMS und meinen Beobachtungen die Eibildung bei *Obelia geniculata* ganz bestimmt im Ovarium erfolgt, so wird jene Möglichkeit, daß die Eizellen von *Obelia adelungi* und *O. helgolandica* auf der ganzen Strecke vom Manubrium bis zum Ovarium entstehen, zur Wahrscheinlichkeit. Und dies um so mehr, als nach meiner Feststellung diese ganze Strecke nur einen Teil des ursprünglichen Manubrium darstellt. Ich glaube daher die besprochenen Beobachtungen HARTLAUBS etwas anders deuten zu müssen wie er, indem ich als Keimzone seiner Obelien die ganze Strecke vom Manubrium bis in die Ovarien annehme.

Der Wechsel in der Ausdehnung der Keimzone der weiblichen Obelien ist aber keineswegs ein regelloser, sondern hängt mit der zeitlichen Differenz in der Entstehung der Keimzellen eng zusammen. Den frühesten Zeitpunkt dieser Entstehung, nämlich schon während der Entwicklung der sessilen Medusenknospen, habe ich bei *Obelia longissima* neben der größten Ausdehnung der Keimzone, vom Gonanthen bis zu den künftigen Ovarien festgestellt; später, in den eben frei gewordenen Medusen, beginnt die Keimbildung bei *Obelia adelungi* und *O. helgolandica*, wo auch die Keimzone sich nur vom Manubrium bis zu den Ovarien erstreckt; am spätesten erfolgt die Keimbildung bei *Obelia geniculata* und ist allein auf die Ovarien selbst beschränkt. Es ergibt sich daraus der nicht unwichtige Tatbestand, daß die Keimzone der Obelien um so ausgedehnter und von der Reifungsstätte um so entfernter ist, je früher die Keimbildung beginnt.

Von nicht geringerem Gewicht ist die Entscheidung über die Keimstätte der Obelien, also darüber, ob ihre Keimzellen im Ectoderm oder im Entoderm entstehen. Bezüglich der Spermatoblasten sind Böhm und Hartlaub einig (S. 240); und nach meinen Beobachtungen an den Medusen von *Campanularia calyculata* habe ich nicht die geringste Veranlassung, den ectodermalen Ursprung der Spermatoblasten von *Obelia* zu bezweifeln. Divergent sind dagegen die Angaben über den Ursprung der Eizellen dieser Gattung. Böhm läßt die Eizellen von *Obelia geniculata* so aus dem Entoderm der Ovarien entstehen, daß unter den in einer Lage angeordneten Epithelzellen einzelne sich vergrößern, ihre Geißel einziehen und erst dann unter das Epithel treten (Nr. 7, S. 125). Nach Hartlaub sei dies nicht richtig, indem die Eizellen der Obelien ebenso wie die Samenzellen ectodermalen Ursprungs seien. — Um meine eignen Beobachtungen über den entodermalen Ursprung der Eizellen von *Obelia longissima* zu vervollständigen, habe ich gleichfalls die Ovarien reifer Medusen von *Obelia geniculata* untersucht und dabei Böhm bestätigen können.

Diese Ovarien sind vom dünnen Subumbrellarectoderm überzogene Bruchsäcke der Radialkanäle, mit einer longitudinalen Anheftung, in deren Verlauf die Decke des Kanals zur Decke des Sackes wird (Fig. 370 bis 372). Der Entodermsack ist durch die größeren Eizellen so eingebuchtet, daß er teils zusammengedrückt, teils ganz unregelmäßig gestaltet ist. Das durchaus einschichtige Epithel ist ziemlich hoch, geht aber beim Übergang in den Radialkanal in ein Plattenepithel über. An diesen Übergangsstellen und an der Decke sah ich in der Reihe der Epithelzellen gelegentlich einige in der Umwandlung in Eizellen begriffen (Fig. 373): ohne daß sie merklich vergrößert waren, zeigte sich doch der Kern stark vergrößert, durchsichtig und mit einem großen Kernkörperchen versehen, während das auf eine schmale Zone zusammengezogene Plasma ihn wie ein dunkler Ring umgab. Andre derartige Zellen waren schon ansehnlich größer, aber eigentlich nur in die Breite gewachsen, so daß sie aus der Oberfläche des Epithels nicht oder wenig hervortraten (Fig. 374); auch diese unverkennbaren Eizellen lagen noch in der Reihe der Epithelzellen und grenzten an die Höhlung des Ovarialsacks, doch schickten sich die sie einfassenden Epithelzellen eben an, sie zu überwachsen und sie so unter das Epithel zu bringen. Die größeren Eizellen lagen im Ovarialsack selbst zwischen dem Entoderm und dem Ectoderm, meist gegen beide durch eine Grenzlamelle abgeschlossen. Daß die innere Lamelle die ursprüngliche sei, die daher von den Eizellen durchsetzt wäre (Hartlaub), ist weder nachweisbar, noch von irgendeiner Bedeutung, nachdem ich das Zurückbleiben der entodermalen Eizellen im Entoderm so oft beobachtet habe (S. 61, 64, 206, 238).

Dagegen ist es klar, daß die eben beschriebene Entwicklung der Eizellen von *Obelia geniculata* ihren entodermalen Ursprung unzweideutig beweist. Da hier wie bei vielen freien Medusen Keimstätte und Reifungsstätte zusammenfallen, so kommt eine Einwanderung der Eizellen von außen gar nicht in Frage; ein ectodermaler Ursprung derselben ist aber vor allem durch ihre von Anfang an im Entoderm verlaufende Entwicklung und ferner dadurch ausgeschlossen, daß sie wenigstens an der Decke des Ovariums gar nicht an das Ectoderm grenzen und dessen Plattenepithel keine Spur von Eizellen enthält. Für die Hypothese aber, daß diese Elemente als völlig indifferente, also auch unkenntliche Urkeimzellen aus dem Ectoderm einwanderten, fehlt jede empirische Nötigung (vgl. S. 56, 60, 114). Ich wiederhole daher, daß die Eizellen von *Obelia geniculata* ebenso entodermalen Ursprungs sind wie diejenigen von *Obelia longissima.* Allerdings entwickeln sich die Eizellen der letzteren Art wie auch sonst gewöhnlich aus Teilungsprodukten der Entodermzellen, bei *Obelia geniculata* dagegen aus den ganzen Entodermzellen; ich vermag aber darin nur eine ganz irrelevante Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten zu erblicken.

Ich wende mich nun zu den gegensätzlichen Befunden Hartlaubs. Nach ihm entstehen die Eizellen der Obelien im Ectoderm des Manubrium und zwar in vier interradialen Resten der ursprünglichen Medusen-Ovarien (Nr. 40, S. 10, 13), wandern dann in den jüngsten Medusen durch das subumbrellare Ectoderm, später, nachdem sie schon im Manubrium ins Entoderm übergetreten sind, in den Radialkanälen bis an und in die Ovarien (a. a. O. S. 10, 14), wo sie wieder in das Ectoderm durchbrechen (S. 16). Obgleich diese Befunde dem, was ich bei *Obelia longissima* und *O. geniculata* fand, widersprechen, halte ich sie deshalb allein nicht für unglaubwürdig, da ich schon oft genug zweierlei Keimstätten selbst innerhalb derselben Art, ja sogar in denselben Gonangien festgestellt habe (*Clava, Campanularia flexuosa, C. calyculata, Gono-*

thyraea). Dagegen vermögen jene Angaben einer genauen Prüfung nicht standzuhalten.

Daß jene angeblichen Keimstätten im Manubrium der Obelien die Reste früherer dort gelegenen Ovarien sind, stützt sich nicht auf Beobachtungen, sondern ist nur eine Schlußfolgerung aus der bekannten Weismannschen Hypothese von der Keimstätte-Verschiebung, was also bei der Prüfung des wirklichen Tatbestandes nicht weiter in Betracht kommt. Jene Keimstätten werden nun als starke Anhäufungen von kleinen, sich lebhaft teilenden und mit kleinen dunklen Kernen versehenen Ectodermzellen beschrieben und abgebildet, — eine Differenzierung, die allenfalls für Spermatoblasten zutrifft, aber das Gegenteil von dem ist, was in der unmittelbar beobachteten Entwicklung von Eizellen zu sehen ist (vgl. *Clava*, *Corydendrium*, *Sertularia*, *Obelia longissima*, *O. geniculata*). Die Deutung jener fraglichen jüngsten Eizellen wird noch zweifelhafter dadurch, daß weder ihre Verwandlung in unverkennbare Eizellen mit großem, hellen Kern und dunkler Ringzone, noch ihr Übertritt ins Entoderm verfolgt wurde, wo solche Eizellen stets anzutreffen sind. Endlich fehlten jene »weiblichen Keimstätten« gerade bei den jungen Medusen, wo die ersten Eizellen im Anfang der Radialkanäle sichtbar waren (Nr. 40, Fig. 5), und wurden bloß an viel älteren, bereits mit Ovarien versehenen Medusen beobachtet. — Dies alles spricht aber, bis eine bessere Begründung vorliegt, ganz entschieden gegen die Deutung jener Ectodermverdickungen als weiblicher Keimstätten.

Nicht besser steht es mit den im subumbrellaren Ectoderm wandernden Eizellen. Erstens stützt sich diese Beobachtung nur auf die Flächenansicht einer der jüngsten Medusen ohne sichtbare Keimstätten, deren Subumbrellarepithel künstlich so verschoben war, daß einige Eizellen neben den Radialkanälen lagen. Dies dürfte aber doch kein einwandfreies Präparat sein, besonders da solche »ectodermale« Eizellen später nicht mehr angetroffen wurden. Aber selbst die Richtigkeit dieser Deutung zugegeben, kann dies keineswegs den ectodermalen Ursprung der Eizellen beweisen, da nach Hartlaub selbst in den Ovarien der Übertritt entodermaler Eizellen ins Ectoderm nicht selten ist, also jene angeblich im Subumbrellarepithel wandernden Eizellen ebensogut aus dem Entoderm der Radialkanäle stammen konnten.

So erweist sich die ganze Beweisführung Hartlaubs als eine Reihe von Deutungen, die weniger zwingend als den Theorien Weismanns vom Ursprung der Medusen und der Keimstätte-Verschiebung angepaßt erscheinen, obgleich diese Theorien, wie wir sehen werden, vor allem gerade von dem Nachweise des ectodermalen Ursprungs aller Keimzellen der Hydropolypen abhängen. Ein solcher Ursprung ist für die Eizellen von *Obelia adelungi* und *O. helgolandica* nicht einmal wahrscheinlich gemacht. Immerhin will ich seine Möglichkeit, trotz der gegenteiligen Befunde bei andern Obelien, wegen der bereits angegebenen Beobachtungen von doppelten Keimstätten in andern Arten nicht bestreiten.

32. Clytia johnstoni (Taf. XVIII).

Die Medusen dieser Art entwickeln sich im allgemeinen ebenso wie die *Obelia*-Medusen, zeigen aber doch gewisse Eigentümlichkeiten, durch die sie sich wieder andern Medusen (*Campanularia calyculata, Athecata*) nähern. Die Gonangien von *Clytia johnstoni* gleichen denen von *Campanularia hincksi*: sie sind becherförmig, geringelt und entspringen mit kurzem Stiel aus der Hydrorhiza. Die Gonanthen sind mit einer großen Deckenplatte versehene Schläuche, an denen die Medusenknospen von oben nach unten fortschreitend und meist an verschiedenen Seiten hervorwachsen. Diese Knospen erscheinen gleich anfangs birnförmig und erreichen bald, ungleich den *Obelia*-Medusen eine becherförmige Gestalt, wodurch natürlich die Form der Umbrella und des Glockenkerns bestimmt wird. — Die Mantelhüllen entwickeln und verhalten sich ebenso wie bei *Obelia*.

Über die Entwicklung der Medusenknospen von *Clytia johnstoni* ist mir nur die Notiz von WEISMANN bekannt: »Die Bildung der Meduse erfolgt unter Vermittlung eines Glockenkerns, ganz so, wie es oben von mehreren Tubulariden beschrieben wurde« (Nr. 70, S. 158). Dies ist, wie vorauszusehen war, nicht richtig. Denn nachdem die von WEISMANN bestätigte AGASSIZsche Darstellung von der Entwicklung der Hydromedusen sich in allen wesentlichen Punkten als unrichtig erwiesen hat, kann die von vornherein zu erwartende und tatsächlich zutreffende Identität in der Entwicklung aller Hydromedusen sich nicht auf jene Darstellung, sondern nur auf den Tatbestand beziehen, den ich nach meinen Beobachtungen über jene Entwicklung festgestellt habe.

An den Medusenknospen von *Clytia johnstoni* läßt sich die Entstehung der Radialschläuche sehr gut an Längsdurchschnitten verfolgen. An den jüngsten Knospen, denen ein Glockenkern noch fehlt und deren Entodermkuppe noch eine glattkonvexe Außenfläche hat, kann die darunterliegende Lichtung des Entodermschlauchs schon seitlich in Zipfel ausgezogen sein (Fig. 379), was, wie die folgenden Entwicklungsstufen zeigen, der Ausgangspunkt von Radialschläuchen ist.

Denn in den nächstälteren Knospen ist die Entodermkuppe, durch die ganze Schnittserie hindurch, in der Mitte noch immer konvex vorgewölbt, dagegen seitlich (in einer Radialebene) in je einen zapfenförmigen Fortsatz ausgewachsen, in den einer von den genannten Zipfeln der Höhlung vorragt (Fig. 380). Und darin sind die Wurzeln von Radialschläuchen nicht zu verkennen, die also nicht durch einen nach innen einwachsenden Glockenkern hervorgerufen werden, sondern selbständig entstehen.

Allerdings ist das Scheitelectoderm derselben Knospen schon merklich verdickt, was zweiffellos die erste Anlage des Glockenkerns bedeutet; statt aber das Entoderm einzubuchten, wölbt es sich vielmehr kappenförmig über der vorragenden Mitte desselben, erinnert also an die ursprünglichste Form des Innenectoderms der Keimsäcke und Gonanthen. Erst nachdem die Entodermkuppe unsrer Medusenknospen sich wesentlich verbreitert hat und in wirkliche Radialschläuche ausgewachsen ist, sinkt ihre Mitte oder die Spadixplatte im Zusammenhang mit jenem peripherischen Wachstum etwas ein, worauf die Glockenkernanlage den dadurch zwischen den Radialschläuchen entstandenen Raum mit entsprechender Vorwölbung ausfüllt (Fig. 383).

Durchmustert man eine passende Serie von Längsdurchschnitten solcher jungen Knospen, so kann man leicht in einem vollkommenen Radialschnitt zwei Radialschläuche in ihrer ganzen Länge und in einem der folgenden, mehr tangentialen Schnitte nur deren kurze Anschnitte, zwischen ihnen aber einen dritten Radialschlauch treffen (Fig. 383, 384). Und dies wiederholt sich in der entgegengesetzten Richtung der Schnittserie, so daß man gerade so wie in den entsprechenden Medusenknospen von *Podocoryne* (S. 9) alle vier Schläuche derselben Knospe nacheinander zur Anschauung bringen kann. Dies gelingt um so leichter, als sie ähnlich wie bei *Obelia* recht weit voneinander abstehen. Projiziert man ferner zwei derartige Schnitte genau aufeinander, so zeigt sich, daß die Schläuche recht ungleich lang sind (Fig. 385); Querdurchschnitte von gleichen Knospen beweisen endlich, daß dies keine Zufälligkeit ist, sondern daß zwei einander gegenüberliegende Schläuche regelmäßig breiter und länger sind als die andern, so daß die obersten Querdurchschnitte nur zwei Schläuche und einen entsprechend abgeänderten Gesamtumriß zeigen (Fig. 381, 382). Damit hängt es natürlich zusammen, daß auch die Randwülste dieselbe, erst später vergehende Ungleichheit aufweisen (Fig. 389); und diese mag auch die Ursache sein, daß die Radialschläuche bisweilen bloß in der Dreizahl vorkommen (Fig. 388).

Nachdem der anfangs kappenförmige Glockenkern von *Clytia* sich zwischen die Radialschläuche eingesenkt hat, besitzt er wie bei *Obelia* einen kreuzförmigen Querdurchschnitt (Fig. 382); seine Aushöhlung erfolgt so, daß die Glockenhöhle anfangs noch von einem lockeren Zellennetz durchzogen wird, was nicht nur an die gleiche Bildung bei *Bougainvillea* und *Dendroclava*, sondern auch an die unregelmäßige Aushöhlung des Innenectoderms von *Campanularia verticillata* und *C. hincksi* erinnert. Da, wie schon erwähnt, die Medusenknospen von *Clytia* sich frühzeitig becherförmig strecken, vertieft sich auch der Glockenkern entsprechend (Fig. 386, 387); dies und die späte Eröffnung der Glockenhöhle unterscheiden die Medusenknospen von *Clytia* auffallend von denen der Obelien. — Indem die ganz dünn auslaufenden Kanten der Radialschläuche zwischen dem Subumbrellarepithel und dem Außenectoderm einander entgegenwachsen und so die Umbrellarplatten herstellen, werden jene beiden ectodermalen Schichten auch interradial voneinander getrennt (Fig. 388). — Die Entstehung des Ringkanals habe ich nicht besonders verfolgen können; er existiert aber schon vor der Eröffnung der Glockenhöhle (Fig. 390).

Noch in einer andern Hinsicht unterscheiden sich die Medusen von *Clytia* von den *Obelia*-Medusen und nähern sich denen von *Campanularia calyculata*, nämlich in der Entwicklung von Randwülsten. Sie sind, abgesehen von ihrer schon erwähnten Ungleichheit, sehr groß und bis an die Umbrella voneinander getrennt, so daß ein vollkommen interradialer Durchschnitt eine durchaus ebene Decke der Glockenhöhle als Anlage des Velum zeigt (Fig. 390); die an radialen Durchschnitten zwischen den Randwülsten sichtbare tiefe »Einstülpung« ist also, wie ich schon bei *Podocoryne* und *Syncoryne* auseinandersetzte (S. 15, 37), ein täuschendes Bild. Zwischen den vier ersten tentakelbildenden Randwülsten entstehen sehr bald vier interradiale Wülste; es ist daher recht wahrscheinlich, daß später zu den vier ersten Tentakeln vier weitere hinzukommen (vgl. Hincks, Nr. 45, S. 141—144). — Ebenfalls verschieden von *Obelia* bildet sich bei *Clytia* das Manubrium sehr spät, nach der Entstehung der Randwülste.

Die Keimbildung erfolgt bei *Clytia*, wie es schon Weismann angab (a. a. O.), erst in den freien Medusen; denn aus dem Gonangium ausgetretene, aber noch nicht abgelöste Medusen — die ältesten, die ich kennen lernte — zeigten noch keine Spur von Keimzellen.

II. Vergleichender Teil.

Die Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen ist eine so mannigfaltige und divergiert in so vielen Richtungen, daß die Möglichkeit ausgeschlossen war, bei der Untersuchung der einzelnen Arten eine ausgiebige Vergleichung mit andern Entwicklungsverläufen durchzuführen. Eine solche kritisch-vergleichende Übersicht und Zusammenfassung mußte vielmehr einem besonderen Schlußabschnitt vorbehalten bleiben. Und da meine voranstehenden Untersuchungen hauptsächlich auf die Entwicklung der Medusen und übrigen Keimträger (Gonanthen, Keimsäcke, Geschlechtsknospen) der Hydropolypen und erst in zweiter Linie auf die damit häufig aufs engste verknüpfte Bildung der Keime und Gonaden gerichtet waren, so ist es natürlich, daß ich hier vor allem die genetischen Beziehungen jener beiden Gruppen von Geschlechtsindividuen zur Sprache bringe.

Ebenso ist es selbstverständlich, daß ich mich dabei fast ausschließlich auf WEISMANNS grundlegende Untersuchungen über denselben Gegenstand beziehe. Denn sie sind bis zum Augenblick die einzigen in der einschlägigen Literatur, die sich nicht nur auf eine sehr große Anzahl von Gattungen und Arten erstrecken[1], sondern auch ihren Verfasser zu umfassenden Vergleichen und allgemeinen Schlußfolgerungen veranlaßten, die, so weit ich sehe, sich noch immer einer allgemeinen Anerkennung erfreuen. Allerdings verfügten auch AGASSIZ und ALLMAN über ein reiches Material, das aber für eine eingehende vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung kaum benutzt wurde. Alle übrigen Beobachter auf diesem Gebiet beschränkten sich dagegen auf eine einzelne Art oder nur wenige Arten, so daß sie schon in den vorausgegangenen Kapiteln ausreichend berücksichtigt werden konnten.

WEISMANNS eigentliches Ziel war freilich in erster Linie nicht dasselbe, das ich oben als das meinige bezeichnete. Seine Untersuchungen waren ja zunächst auf »die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen« gerichtet und so galten auch seine »Schlüsse aus den Tatsachen« namentlich der Begründung der von ihm aufgestellten Hypothese von der phyletischen Keimstätte-Verschiebung. Diese Hypothese, auf die ich erst weiter unten näher eingehen werde, ist aber aufs innigste mit der Geschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen verknüpft, die daher auch von WEISMANN in umfassender Weise behandelt wurde. Zur Begründung jener Hypothese ging er nämlich von der Voraussetzung aus, daß alle sessilen Keimträger der Hydropolypen rückgebildete Abkömmlinge von freien Hydromedusen seien (Nr. 70, S. 229 ff.); dann stellte er fest, daß in den freien Medusen Keimstätte und Reifungsstätte im Ectoderm des Manubrium zusammenfielen, in den sessilen Keimträgern dagegen die Keimstätte, von der unverändert bleibenden Reifungsstätte getrennt, im Ectoderm oder Entoderm weiter zurückliegender Abschnitte, bis in die Hydranthen hinein, läge, so daß die Keimzellen stets zu der ursprünglichen Reifungsstätte zurückwanderten.

---

[1] Es sind im ganzen 29 Gattungen mit 32 Arten; ich selbst bearbeitete 25 Gattungen mit 36 Arten.

Diese allmähliche und rückwärtige Verschiebung der Keimstätte war also nur denkbar unter der genannten Voraussetzung, daß die sessilen Keimträger von Medusen abstammten; und so war WEISMANN veranlaßt, diesen Zusammenhang nachzuweisen. Obgleich also unsre beiden Untersuchungen schließlich dieselben Dinge betrafen, war unser Ausgangspunkt und das Ziel ein verschiedenes; bei mir fiel beides in der Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen zusammen, wogegen WEISMANN zuerst die Keimstätten und die Wanderungen der Keimzellen ins Auge faßte und infolge dessen versuchen mußte, einen ganz bestimmten Zusammenhang der Geschlechtsindividuen festzustellen. Daß unter solchen Umständen die Ergebnisse beider Untersuchungsreihen nicht zusammenfallen würden, war unschwer vorauszusehen.

1. Die bisher gültige Auffassung über den phyletischen Zusammenhang der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen.

Schon seit längerer Zeit gilt es allgemein als sicher, daß die stockbildenden Hydropolypen mit allen ihren verschiedenen Individualformen von einer einfachsten *Hydra*-ähnlichen Form abstammen, sei es, daß die sessilen Keimträger direkt aus Hydranthen hervorgingen (polypoide Keimträger) und zu den Hydromedusen hinführten, oder daß umgekehrt diese letzteren durch eine direkte Umwandlung der Hydranthen entstanden und durch Rückbildung zu jenen sessilen, aber dann medusoiden Keimträgern wurden. Diese letztere Auffassung ist, wie WEISMANN selbst hervorhebt (Nr. 70, S. 255), schon von GEGENBAUR, v. KOCH und HAMANN erörtert worden[1], ohne daß sie einen wirklichen Nachweis dafür beizubringen vermochten, weil ihnen der Bau dieser Keimträger unbekannt war. Weismann glaubte nun aus diesem ihm bekannt gewordenen Bau und einigen andern Momenten die vermißte Begründung liefern zu können[1].

---

[1] Auch AGGASIZ und ALLMAN vertreten, wie schon bemerkt, dieselbe Ansicht.

A. Der Ursprung der sessilen Keimträger.

Als erstes Zeugnis für die Abstammung der sessilen Keimträger (Gonanthen, Keimsäcke, Geschlechtsknospen) von Medusen führt Weismann den durch Rückbildung verdeckten Medusenbau an, den er, wie wir sahen, bei der Mehrzahl jener Gebilde erkannt haben will. In der Reihe solcher Formen stehen natürlich *Pennaria* und *Tubularia* oben an, kommen aber hier nicht weiter in Frage, weil ihre Geschlechtsindividuen wenigstens nach ihrer Entwicklung zweifellos echte Hydromedusen sind und erst im späteren Verlauf ihrer Ausbildung unverkennbare Rückbildungserscheinungen zeigen. Bei den übrigen Formen handelt es sich aber nicht um einen ähnlichen evidenten Medusenbau, sondern, wie es Weismann selbst ausspricht (Nr. 70, S. 238), nur um mehr oder weniger deutliche Homologien ihrer Teile mit denen von echten Hydromedusen. Dazu gehören die folgenden Gattungen: *Hydractinia, Clava, Coryne, Cladocoryne, Pachycordyle, Sertularia, Plumularia, Antennularia* ♀, *Halecium, Campanularia flexuosa* ♀, *Gonothyraea.*

Diese Polypen habe ich sämtlich, bis auf *Cladocoryne* und *Pachycordyle*, ebenfalls untersucht. Da jedoch diese zwei Gattungen nach Weismann (Nr. 70, S. 88) und Hargitt (Nr. 38) in der Hauptsache mit *Gonothyraea* übereinstimmen (S. 229), gilt für sie wahrscheinlich dasselbe wie für die letztere Gattung. — An den männlichen Keimträgern von *Antennularia* und *Campanularia flexuosa*, sowie in beiden Geschlechtern von *Aglaophenia, Cordylophora, Heterocordyle, Corydendrium, Eudendrium, Sertularella* und *Opercularella* vermochte Weismann die gesuchten Homologien nicht nachzuweisen. Sie werden daher später besonders besprochen werden.

Faßt man nun die erwähnten Homologien der erstgenannten Gruppe ins Auge, so könnte man ja von vornherein sagen, daß bei ihrer Beurteilung Weismann und ich schon deswegen nicht übereinstimmen konnten, weil unsre Darstellungen von der Entwicklung der Hydromedusen recht weit auseinandergingen. Nun ist ja diese Differenz allerdings, wie es sich schon genügend gezeigt hat, von grundsätzlicher Bedeutung; ich möchte aber doch einen gewissen Nachdruck auf die Feststellung legen, daß jene Differenz ebenso wie alle übrigen Differenzen hinsichtlich der in Frage stehenden Keimträger in geringerem Grade auf unsre verschiedenen Beobachtungen als auf die verschiedene Bewertung und Behandlung der Entwicklungsgeschichte zurückzuführen ist. WEISMANN mißt nämlich der letzteren als Auskunftsmittel über Homologien und Verwandtschaft eine nur sehr geringe oder überhaupt gar keine Bedeutung bei, was sich ohne weiteres ergibt, wenn man auf seine schon besprochene Interpretation der Gonanthen von *Coryne pusilla* zurückgreift (S. 93). Ich führe sie hier mit WEISMANNS eignen Worten an:

---

[1] Die Forscher, die auf Weismann gefolgt sind, nahmen seine allgemeinen Auffassungen mit geringen Abweichungen an.

»Aus einer Art von entodermalem Glockenkern spaltet sich einerseits die Gonaden-Anlage ab, anderseits zwei Zellenblätter oder -hüllen, die nur mit der Entodermlamelle und dem äußeren Blatt des Glockenkerns verglichen werden können. Es bildet sich also mittelst dieses »entodermalen Glockenkerns« ein Gonophor von echt medusoidem Bau, und es wäre wahrlich eine gewaltsame Annahme, wollte man diese vollständige Homologie nur für ein Trugbild, eine Zufälligkeit erklären und einen genetischen Zusammenhang mit der Medusenform in Abrede stellen. Es geht dies um so weniger an, als die Gattung *Syncoryne* sich von *Coryne* nur darin unterscheidet, daß sie Medusenbrut hervorbringt. Die *Syncoryne*-Meduse entwickelt sich mittelst eines gewöhnlichen Glockenkerns und ihre Gonaden legen sich im Ectoderm des Manubriums der Meduse an. Wenn nun aber *Coryne* von *Syncoryne* abstammt — und eine näher verwandte Form könnte nicht gedacht werden — so muß der heutige »entodermale Glockenkern« von *Coryne* von dem phyletisch älteren ectodermalen Glockenkern von *Syncoryne* abstammen« (Nr. 70, S. 238).

Mit andern Worten: Die Übereinstimmung fertiger Körperteile verschiedener Tiere nach Form- und Lagebeziehungen soll ihren gemeinsamen Ursprung und somit die nähere Verwandtschaft der ganzen Tiere bezeugen, auch wenn ihre individuelle Entstehung eine durchaus heterogene ist. Auf Grund einer solchen Auffassung kann natürlich der vergleichenden Entwicklungsgeschichte bei der Aufdeckung stammesgeschichtlicher Beziehungen nur eine ganz untergeordnete Rolle zufallen: entweder hat sie das bereits anderweitig Festgestellte zu bestätigen oder ihr Widerspruch bleibt unbeachtet. Die notwendige Folge davon ist, daß die für ziemlich überflüssig gehaltene Entwicklungsgeschichte auch nur flüchtig behandelt wird, wenn man sie überhaupt befragt.

Ich habe die Berechtigung dieser eben gekennzeichneten Auffassung schon in dem über *Coryne* handelnden Kapitel bestritten, bin aber dort nicht näher darauf eingegangen, weil für den damaligen Zweck die Feststellung genügte, daß die von Weismann behauptete vollständige Übereinstimmung der fertigen Teile der Gonanthen von *Coryne* und der Medusen, worauf sich seine Folgerungen stützten, überhaupt nicht existiert. Jetzt ist es aber an der Zeit, jenen meinen Einspruch zu begründen, wobei ich mich freilich auf einige Hauptpunkte beschränken muß.

Der verwandtschaftliche Zusammenhang verschiedener Tiere wird bekanntlich festgestellt auf Grund der Übereinstimmung ihrer Körperteile nach Form- und Lagebeziehungen. Nun gibt es aber zwei verschiedene Gebiete einer solchen Übereinstimmung, je nachdem sie sich auf die individuelle Entwicklung der verglichenen Teile bezieht (genetische Übereinstimmung) oder deren letzte Bildungsstufen betrifft (anatomische Übereinstimmung). Ferner kommen die verschiedenen Verbindungen dieser beiderlei Übereinstimmungen in zwei ganz getrennten Kategorien zum Ausdruck. 1) Wo eine genetische Übereinstimmung von miteinander verglichenen Körperteilen vorliegt, setzt sie sich, freilich in sehr wechselndem Grade, bis zu einer anatomischen Übereinstimmung derselben Teile fort, so bei den verschiedenen Hydromedusen. 2) Es besteht nur eine gewisse anatomische Übereinstimmung der Teile, während eine entsprechende genetische Übereinstimmung fehlt (die Gonanthen von *Hydractinia* und von *Coryne*).

1) Bei Artgenossen ist die vollständige anatomische Übereinstimmung nur die unmittelbare Fortsetzung einer ebenso vollständigen genetischen Übereinstimmung; und da diese bis zum Reifezustande ununterbrochen fortlaufende Identität der Entwicklung ausnahmslos mit dem gemeinsamen Ursprunge der Artgenossen zusammenhängt, so folgt daraus, daß sie aus ihm erfließt und anderseits ihn bezeugt. Vergleicht man dagegen die individuelle Entwicklung von Angehörigen verschiedener Arten, Gattungen, Familien usw., so zeigt sich eine Abnahme jener verwandtschaftlichen Übereinstimmung, und zwar stets zuerst und am stärksten auf den letzten Entwicklungsstufen, später und schwächer oder gar nicht merklich auf den früheren und gar den ersten Entwicklungsstufen. — Dies heißt also: Die relative Übereinstimmung von divergierenden Formen nimmt in ihrer individuellen Entwicklung rückwärts zu, so daß die frühesten Entwicklungsstufen gerade am längsten die ursprüngliche Bildung bewahren und dadurch die Verwandtschaft offenbaren (biogenetisches Grundgesetz), während die anatomische Übereinstimmung schließlich bis zur Unkenntlichkeit geschwunden sein kann. Diese Regel hat,

wenn man von hier nicht diskutablen scheinbaren Ausnahmen absieht, allgemeine Gültigkeit.

Versteht man nun unter Homologie die aus einem gemeinsamen Ursprunge herrührende und ihn daher bezeugende Übereinstimmung der Körperteile nach ihren Form- und Lagebeziehungen, so ist sie vor allem in der individuellen Entwicklung jener Teile zu suchen und offenbart sich am vollkommensten auf den frühesten Entwicklungsstufen, weniger vollkommen oder selbst gar nicht im Reifezustand. Allerdings können echte Homologien und Verwandtschaft auch bloß aus einem vergleichend-anatomischen Befund erschlossen werden, aber nur dann, wenn voller Anlaß vorliegt, die genetische Übereinstimmung der verglichenen Teile stillschweigend vorauszusetzen. Die sicherste und im Zweifelfalle einzig sichere Entscheidung über eine bestimmte verwandtschaftliche Beziehung liefert die vergleichende Entwicklungsgeschichte.

2) Ganz andrer Art ist die zweite der oben unterschiedenen Kategorien, nämlich die ausschließlich anatomische Übereinstimmung. Allerdings kann auch eine einst bestandene genetische Übereinstimmung nach einer weit fortgeschrittenen Divergenz von Formen gemeinsamen Ursprungs sich merklich vermindern und unter Umständen so gut wie ganz schwinden; dann ist es aber auch ausgeschlossen, daß gleichzeitig die anatomische Übereinstimmung, die einst die unmittelbare Fortsetzung und Folge jener genetischen Übereinstimmung war, während des Schwundes dieser letzteren unverändert fortdauere und daher für sich allein den gemeinsamen Ursprung der verglichenen Teile und der ganzen Arten bezeugen könnte. Denn erstens fehlt jede Spur eines Beweises für eine solche Annahme und zweitens würde sie in direktem Widerspruch zu dem vorhin erörterten und allgemein anerkannten biogenetischen Grundgesetz stehen. — Auf der andern Seite bezeugen die allbekannten Erscheinungen der Konvergenz oder Homoidie, daß selbst eine recht weit gehende anatomische Übereinstimmung heterogen entstehender Teile vorkommt, ohne daß irgendwelche nähere verwandtschaftliche Beziehung zwischen ihren Trägern auch nur vermutet werden kann. Nach der vorhandenen Erfahrung muß also jede tatsächlich einseitige anatomische Übereinstimmung für eine Homoidie erklärt werden, die in Fragen der Genealogie der Tiere keinerlei Bedeutung hat.

Freilich nannte man vor dem Bekanntwerden der modernen Descendenztheorie jede anatomische Übereinstimmung eine »Homologie«, und sah darin das Merkmal einer »Verwandtschaft«, d. h. einer Beziehung, die damals zweifellos hauptsächlich im Sinne einer Formverwandtschaft gedacht war. Seitdem man aber unter »Homologie« das Merkmal eines wirklichen gemeinsamen Ursprungs versteht, und im biogenetischen Grundgesetz zum Ausdruck gebracht hat, daß diese Homologie am vollkommensten und ausschlaggebend in der Entwicklungsgeschichte der Tiere zu suchen sei, ist die Anwendung desselben Namens auf die eben gekennzeichnete Homoidie nur geeignet, Mißverständnissen Tor und Tür zu öffnen.

Kehren wir nunmehr zur unterbrochenen Beurteilung der Gonanthen von *Coryne pusilla* zurück. Sie bieten im Vergleich mit denen von *Hydractinia, Clava* u. a. ein ganz klassisches Beispiel einer Homoidie, indem die Gonadenhüllen von *Coryne* entodermalen, der analoge »Glockenkern« von *Hydractinia, Clava* und der echten Hydromedusen dagegen ectodermalen Ursprungs ist. Wenn ich daher gemäß der obigen Auseinandersetzung es für unzulässig erkläre, auf Grund dieser Homoidie die verglichenen Teile voneinander abzuleiten, so bleibe ich auf dem durch die vergleichende Entwicklungsgeschichte geschaffenen empirischen Boden. — Anders Weismann. Die angebliche anatomische Übereinstimmung derselben Teile genügt ihm zur Behauptung, daß die entodermale Gonadenhülle von *Coryne* vom ectodermalen Glockenkern der *Syncoryne sarsi* abstamme, und zwar aus dem einzigen Grunde, weil es eine »gewaltsame Annahme« wäre, die Ähnlichkeit der fertigen Teile wegen ihrer heterogenen Entstehung für belanglos erklären zu wollen. Dies heißt doch nichts andres, als daß der Beobachter über die Stammverwandtschaft der Tiere nach dem Eindruck entscheiden dürfe, den die anatomischen Befunde auf ihn machen, wogegen auch die klarsten entgegenstehenden Befunde der Entwicklungsgeschichte keinerlei Bedeutung haben sollen. Damit ist der vollständige Gegensatz zu der vorhin empirisch begründeten Untersuchungsmethode klar ausgesprochen und wird durch die weiteren Ausführungen Weismanns vollends illustriert.

Nachdem er auf Grund einer bloßen Homoidie sich veranlaßt sah, die Verwandlung eines ectodermalen Teils in einen entodermalen anzunehmen, versuchte er diesen Vorgang noch im einzelnen auszudenken. »Ich denke mir nun, daß bei *Coryne* ebenfalls eine Verschiebung der Keimstätte ins Entoderm stattgefunden hat, aber so, daß nicht bloß die Ur-Keimzellen allein auswandern, sondern alle Zellen, aus denen sich sonst der Glockenkern gebildet hätte. Die Stammzellen des Glockenkerns würden also hier nicht als kompakte Masse das Entoderm zurückdrängen, sondern vielmehr wirklich ins Entoderm auswandern und zwar einzeln. Erst nach ihrer Ankunft im Entoderm würden sie sich dann zu einem Gebilde zusammenfügen, welches sich ganz ähnlich verhält wie ein echter Glockenkern« (Nr. 70, S. 238).

Der Kern dieser ganzen Darstellung ist also der, daß die einer bestimmten Ansicht widersprechende tatsächliche Entwicklung eines Körperteils für eine Täuschung erklärt und durch einen zu jener Ansicht passenden ausgedachten Vorgang zu ersetzen versucht wird. Deutlicher kann die Verkennung und Unterschätzung der Entwicklungsgeschichte in den hier vorliegenden genealogischen Fragen nicht gekennzeichnet sein; und nur von diesem Standpunkt aus läßt sich Weismanns Beurteilung des Baues der vorhin genannten Keimträger verstehen.

Natürlich steht sie vor allem unter dem Einfluß des Hauptirrtums in der Entwicklungsgeschichte der Medusen, daß nämlich die umbrellaren Entodermteile aus einer »primären Entodermlamelle«, einem »zweischichtigen Entodermbecher« hervorgingen. Dieser vermeintliche fundamentale Bestandteil eines Medusenbaues war noch niemals in der einzigen einwandfreien Weise, nämlich auf Querdurchschnitten ganz junger Medusenknospen unmittelbar nachgewiesen, sondern nur aus andern Befunden erschlossen worden. Auch Weismann unterließ eine so eingehende Untersuchung, obgleich er selbst die Bedeutung der Schnittmethode für die Untersuchung der Medusenknospen mehrfach hervorgehoben hat (Nr. 70, S. 113, 117, 119, 157), und wiederholte nur die älteren Angaben, um dann die Homologa der medusoiden Entodermlamelle bei den sessilen Keimträgern zu suchen.

Auch dabei wurde die Entwicklungsgeschichte wenig berücksichtigt. In der Regel soll der Nachweis einer dünnen Zellschicht zwischen dem Außenectoderm und dem angeblichen Glockenkern genügen, um daraus eine Entodermlamelle zu konstruieren, selbst wo sie bei ihrer ersten Erscheinung gerade umgekehrt wie der vorbildliche Entodermbecher der Medusenknospen den Glockenkern nicht von unten umgreift, sondern kalottenförmig von oben bedeckt (*Clava*, *Hydractinia*, *Coryne*). — So gelangt Weismann, trotz der teilweise eklatanten Widersprüche der Entwicklungsgeschichte zum Ergebnis, daß alle früher genannten Keimträger, die außer einem einfachen Ectoderm- und Entodermepithel noch andre Schichten enthielten, neben einem Glockenkern auch eine Entodermlamelle besäßen. Die von mir angestellte entwicklungsgeschichtliche Untersuchung hat dagegen gezeigt, daß eine Entodermlamelle weder bei den Medusen noch den sessilen Keimträgern der Hydropolypen vorkommt.

Einen scheinbar besseren Erfolg hatte Weismann bei dem Nachweise des zweiten Hauptteils des Medusenbaues, nämlich des Glockenkerns, in denselben Keimträgern. Denn nachdem VAN BENEDEN in den Gonanthen von *Hydractinia* zum ersten Mal ein glockenkernähnliches Gebilde gefunden hatte, das tatsächlich aus dem Scheitelectoderm entspringt, sich ablöst und aushöhlt, bestätigte WEISMANN das gleiche Vorkommnis außerdem noch bei *Clava*, *Cladocoryne* und *Gonothyraea*. Leider schloß sich daran keine zusammenhängende entwicklungsgeschichtliche Untersuchung an, indem nur einzelne Folgezustände außerhalb ihres Zusammenhangs, aber unter der Voraussetzung der Existenz eines echten Glockenkerns gedeutet wurden. So hielt WEISMANN nach dem Vorgange VAN BENEDENS Teile des Innenectoderms (*Hydractinia*), dann die »Außenkappe« von *Clava*, und die Tentakelplatte von *Gonothyraea* für eine Entodermlamelle und den ursprünglichen Entodermschlauch für einen Spadix, und glaubte dadurch die richtigen Form- und Lagebeziehungen des angeblichen Glockenkerns, des medusenbildenden Organs, zu erweisen, während die Entwicklungsgeschichte von allen jenen genetischen Übereinstimmungen nichts weiß.

Entwicklungsgeschichtlich noch weniger begründet waren die gleichen Deutungen WEISMANNS an den Gonangien der Thecaphora. So war ihm die erste Entstehung der Keimsäcke der Sertulariden und Plumulariden, die er an der Wurzel ihrer späteren Stiele aus den Gonanthen hervorknospen ließ (Nr. 70, S. 14) gar nicht bekannt und folglich ebensowenig die Entstehung ihrer Gonadenhüllen. Dennoch deutete er die verschiedenen Schichten der älteren Keimsäcke, obschon deren Zahl dazu nicht stimmte, schlechtweg als Außenectoderm, Entodermlamelle, zweiblättrigen Glockenkern und fand darin einen »völlig deutlichen medusoiden Bau« (Nr. 70, S. 243).

Bei allen diesen Deutungen wiederholt sich das, was bei *Coryne* nur besonders auffällig hervortrat, daß WEISMANN die Homologien zwischen Medusen und sessilen Keimträgern hauptsächlich aus einzelnen anatomischen Ähnlichkeiten und nicht aus ihrer Entwicklungsgeschichte ableitete. Das Ergebnis seiner Untersuchung, daß die bezeichneten Keimträger wirklich einen medusoiden Bau haben, ist denn auch verfehlt. Nach Ausweis ihrer Entwicklungsgeschichte besitzen die Keimträger von *Hydractinia*, *Clava*, *Coryne*, *Sertularia*, *Plumularia*, *Aglaophenia*, *Halecium*, *Campanularia flexuosa*, *Gonothyraea* keinen medusoiden Bau; und wahrscheinlich schließen sich ihnen auch *Cladocoryne* und *Pachycordyle* an.

Natürlich wird dieses Ergebnis dadurch nicht beeinträchtigt, daß das Innenectoderm dieser Polypen durch seine ectodermale Abkunft dem Glockenkern ganz allgemein homolog ist (S. 78, 227); denn gerade in den für eine vollständige Homologie wichtigen Form- und Lagebeziehungen unterscheidet es sich ganz wesentlich von einem Glockenkern und kann nur als Material für die Herstellung eines echten Glockenkerns gelten. Dagegen wird die Unzulänglichkeit der kritisierten Untersuchungsmethode dadurch besonders beleuchtet, daß die einzigen unter allen von WEISMANN untersuchten sessilen Keimträgern, die, wie ich bereits zeigte (S. 109), wenigstens alle Hauptanlagen zu einer Medusenbildung besitzen, nämlich diejenigen von *Cordylophora*, nach WEISMANN »keine Spur von medusoidem Bau zeigen« (Nr. 70, S. 251).

Der angebliche Medusenbau der fraglichen Keimträger genügte aber WEISMANN noch nicht zur Begründung ihrer Abstammung von Medusen; denn jene Organisation konnte auch an sessilen Keimträgern original entstanden sein (Nr. 70, S. 254). Deshalb ergänzte er seine Beweisführung durch die folgenden Erwägungen (S. 255—257):

1) Wenn die Keimträger mit medusoidem Bau polypoiden Ursprungs wären, so müßte es solche mit kurzer Medusenglocke geben, da diese ja nur durch allmähliche Umwachsung der primären Geschlechtsknospe entstanden gedacht werden könne. Solche Keimträger kämen aber bei den Hydropolypen nicht vor; vielmehr enthielten selbst Keimträger von »wenig entwickelter Medusenform« »die Glocke in ihrem ganzen Umfang und in allen ihren Schichten«. Dies schließe also eine progressive Entwicklung der Keimträger vom Hydranthen zur Meduse aus, und beweise ihre regressive Bildung, d. h. ihre Abstammung von Medusen.

2) Ein weiteres Zeugnis dafür sei die Entodermlamelle, die sich in denselben »dünnsten Glockenwänden« der Keimträger findet, und »deren Vorhandensein sich durchaus nicht verstehen läßt, wenn man progressive Entwicklung voraussetzt, denn die Entodermlamelle mit den Radialkanälen könnten erst dann in die Glocke hineingewachsen sein, wenn deren Dicke eine besondere Nahrungszufuhr erheischte«.

3) Ferner sei es »unerklärlich«, daß der Glockenkern, das Embryonalorgan der Medusen, in Keimträgern mit ganz schwach ausgesprochenem medusoidem Bau vorkäme, ohne daß er eben von Medusen ererbt wäre. Denn die Auffassung VAN BENEDENS, daß der Glockenkern aus der Gonadenanlage eines polypoiden Keimträgers hervorgegangen sei, habe sich als irrig erwiesen.

4) Endlich wären die Keimstätte-Verschiebung und die Rückkehr

der im Entoderm befindlichen Keimzellen in die dem Ectoderm des Manubrium entsprechende Schicht der Keimträger »vollkommen unverständlich«, wenn diese nicht von Medusen abstammten.

Aus allen diesen Gründen, nämlich aus dem besondern Bau der Keimträger »in Verbindung mit der wahren Lage ihrer Keimstätte« dürfe man mit voller Sicherheit behaupten, daß wenigstens alle Keimträger mit medusoidem Bau auch wirklich medusoiden Ursprungs sind.

Diese Erwägungen (Punkt 1—3) stützen sich allerdings auf entwicklungsgeschichtliche Gründe; diese erflossen aber nicht einer wirklichen Beobachtung, sondern rein hypothetischen Vorstellungen. Zuerst stellte Weismann fest, wie die fraglichen Keimträger aussehen müßten, wenn sie polypoiden Ursprungs wären. Ihre Glocke mußte die primäre Geschlechtsknospe allmählich umwachsen und daher anfangs ganz kurz sein; sie mußte ferner dick und ernährungsbedürftig sein, um die Entstehung der Entodermlamelle und der Radialkanäle zu veranlassen, und der Glockenkern mußte, da er ein spezifisches Medusenorgan sei, in polypoiden Keimträgern fehlen. Und dies alles, weil jede andre Vorstellung desselben Entwicklungsganges undenkbar, unverständlich, unerklärlich wäre — sachliche Gründe erfahren wir nicht.

Diese hypothetische Stammesgeschichte dient nun als Prüfstein, ob die wirklich beobachteten Keimträger von Hydranthen oder von Medusen abstammen; und da sie jene Merkmale der hypothetisch erdachten Keimträger nicht besitzen, gilt es für Weismann als völlig sicher, daß sie rückgebildete Medusen seien.

Es ist dies im wesentlichen dasselbe Schlußverfahren, das ich weiter oben kritisierte: die Entscheidung über die genetischen Beziehungen verschiedener Formen wird überhaupt nicht in deren wirklicher Entwicklungsgeschichte gesucht, sondern in den Vorstellungen des Beobachters über ungenügend erforschte und anderseits über bloß supponierte Entwicklungsverläufe. Und der Erfolg ist denn auch dieses Mal ebenso verfehlt wie in der ersten Untersuchung. Denn nachdem es sich ergeben hat, daß die besprochenen Keimträger eine Medusenglocke und eine Entodermlamelle, also überhaupt einen Medusenbau nicht besitzen (s. o.), verlieren die voranstehenden Erwägungen und Schlußfolgerungen Weismanns, die gerade auf diesem Medusenbau fußen, mit dieser ihrer unentbehrlichen Voraussetzung jede Bedeutung.

Es bliebe jetzt noch der medusoide Ursprung derjenigen Keimträger zu erörtern übrig, an denen Weismann einen Medusenbau nicht nachzuweisen vermochte. Bei *Cordylophora*, *Sertularella* und *Opercularella* läßt er die Abstammung unentschieden sein (a. a. O. S. 242, 244, 251). Die auf Köpfchen von Blastostylen knospenden Gonanthen von *Eudendrium* und *Heterocordyle* müßten dagegen medusoiden Ursprungs sein, weil nur Medusen und ihre Abkömmlinge, wie z. B. die Gonanthen von *Coryne*, an Hydranthenköpfchen knospen (a. a. O. S. 245), und zweitens, weil ein Blastostyl »nur bei Abstammung von Medusen produzierenden Arten vorkommen kann«, wie bei *Hydractinia* (S. 247). Nachdem aber der medusoide Ursprung der Gonanthen von *Coryne* und *Hydractinia* widerlegt ist (s. o.), fällt auch das Argument für denselben Ursprung von *Eudendrium* und *Heterocordyle* fort.

Für die letzten hier noch zu erwähnenden Formen, die auch nach Weismann keinen Medusenbau erkennen lassen, *Corydendrium, Aglaophenia, Antennularia* ♂, *Campanularia flexuosa* ♂, weiß Weismann zur Bestätigung des medusoiden Ursprungs ihrer Keimträger nur seine Hypothese der Keimstätte-Verschiebung anzuführen (a. a. O. S. 241, 243, 289, 291), die ja schon an andrer Stelle zu ähnlichem Zweck herangezogen war (S. 257, 258). Für *Corydendrium* ist die Sache bereits erledigt (S. 62). Die maßgebende Voraussetzung für die medusoide Abstammung seiner Gonanthen war der von jener Hypothese geforderte ectodermale Ursprung der Keimzellen; da jedoch der entodermale Ursprung wenigstens der Eizellen nach meinen Beobachtungen zweifellos feststeht, ist mit der Voraussetzung auch die Folgerung gefallen.

Anders bei *Aglaophenia, Antennularia* und *Campanularia flexuosa.* Der ectodermale Ursprung der Samenzellen dieser *Campanularia* ist sicher; gleiches könnte auch für *Antennularia* und *Aglaophenia* wenigstens vermutet werden, so daß anscheinend hier die ganze Hypothese der Keimstätte-Verschiebung zur Diskussion kommen müßte, um ihre Beweiskraft in der gedachten Richtung zu prüfen. Tatsächlich ist dies aber keineswegs erforderlich, da die Hypothese aus einem sehr einfachen Grunde hier von vornherein gar nicht in Betracht kommen kann. Denn da sie, wie wir sahen (S. 28, 29), davon ausgeht, daß die älteste Keimstätte der kolonialen Hydropolypen im Manubrium der Medusen mit der Reifungsstätte zusammenfiel und in allen übrigen Keimträgern sich irgendwie von der Reifungsstätte centripetal verschob, so setzt sie die Abstammung dieser Keimträger von freien Medusen bereits als sichere Tatsache voraus und kann folglich nicht zum Beweise für eben dieselbe Abstammung dienen.

Wenn daher Weismann im Anschluß an die Erörterung über die Bedeutung der Keimstätte-Verschiebung zum Schluß kommt, daß es »überhaupt keine polypoiden Gonophoren« gebe (a. a. O. S. 289), so erwidere ich zunächst, daß nach Ausweis der maßgebenden

Tatsachen, insbesondere der Entwicklungsgeschichte, die Abstammung irgendwelcher Gonanthen, Keimsäcke und Geschlechtsknospen von Medusen in keiner Weise auch nur annähernd wahrscheinlich gemacht ist.

B. Der Ursprung der Hydromedusen.

Seine Ausführungen über den medusoiden Ursprung der Keimträger schließt Weismann mit den Worten: »Wenn dies (jener Ursprung) feststeht, so können die Medusen nicht aus Gonophoren entstanden sein, und es bleibt nichts übrig als ihre Ableitung aus Hydranthen« (a. a. O. S. 257).

Diese Auffassung wurde schon von den meisten Vorgängern Weismanns (Allman, Claus, Gegenbaur, Hertwig, v. Koch, Böhm, Hamann) vertreten, und zwar bildeten stets die angeblichen »Homologien« im Bau der Medusen und der Hydranthen die Grundlage jener Ansicht. Auch Weismann erkannte diese Homologien vollständig an, wonach es »nicht mehr zweifelhaft sein« könne, daß das Manubrium der Medusen und ihr Mund dem Hypostom und dem Hydranthenmunde, der Glockenrand dem Peristomrande der Hydranthen und daher die beiderseitigen Tentakelkränze einander entsprechen. Auf Grund dieser Homologien konstruierte Weismann nach dem Vorgang von Gegenbaur und v. Koch den phyletischen Prozeß der Medusenbildung folgendermaßen (a. a. O. S. 257—263):

Gonaden tragende Hydranthenköpfchen lösten sich vom Stock ab, verkürzten ihre Längsachse, und der tentakeltragende Peristomrand verbreiterte sich allmählich und krümmte sich samt einer entsprechenden Entodermfalte, eben der Entodermlamelle, aufwärts (Glocke), während das Hypostom zum Manubrium wurde. Die Gonaden, die bereits vorher an den aboralen Pol des Hydranthenköpfchens gerückt waren, verschoben sich später — »schon dem Schwerpunkt des schwimmenden Tieres zulieb« — abwärts an das Manubrium. — Das Motiv zur Ablösung der geschlechtlich differenzierten Hydranthen erblickt Weismann in dem Überhandnehmen ihrer natürlichen Feinde an den sessilen Stöcken, denen sie sich durch die Flucht in das freie Leben zu entziehen suchten. Aber auch den freien Medusen erwuchs schließlich die gleiche Gefahr, der sie dann im Interesse ihrer Nachkommenschaft dadurch begegneten, daß sie die Geschlechtsreife beschleunigten, bis diese endlich schon vor der Ablösung der Medusen eintrat, worauf die Ablösung und überhaupt die Medusenform überflüssig und von den sessil gewordenen Keimträgern aufgegeben wurden.

Natürlich stimmt diese Konstruktion der phyletischen Entstehung der Hydromedusen auch mit den Ansichten der früheren Forscher über die individuelle Entwicklung dieser Tiere durchaus nicht überein. Daher versuchte WEISMANN dies dadurch zu erklären, daß diese individuelle Entwicklung der Hydromedusen im Verlaufe ihrer Phylogenese eingreifende Abänderungen erfahren habe, die man bekanntlich kurzweg cänogenetische nennt. Das Manubrium, das als Homologon des polypoiden Hypostoms der älteste Teil der Meduse sei, entstehe trotzdem ontogenetisch später als die Glocke, weil seine Anlage während der Phylogenese der Medusen sich cänogenetisch verspätete, die Glocke dagegen immer früher auftrat. »Während sie im Beginn der Phylogenese der Medusen auch in der Ontogenese als kreisrunder Kelch im Umkreis der Basis des Manubriums mit freiem Rande emporwuchs, fand nun derselbe Prozeß gewissermaßen in umgekehrtem Sinn statt, indem die Kuppe der Knospe den Glockenrand dadurch bildete, daß sich das Ectoderm hier nach innen einstülpte«. »Bei weiterer Verkürzung der Ontogenese wurde diese Einstülpung zu einer bloßen soliden Einwucherung ohne Einstülpungspforte und damit sind wir beim heutigen Glockenkern angelangt, der seine Abstammung von einer Einstülpung des Ectoderms auch heute in einzelnen Fällen noch erkennen läßt« (a. a. O. S. 259). Der Verschluß der Einstülpung hänge aber mit der Bildung des Velum zusammen (S. 260).

Da ich die hier aufgeworfenen Fragen in den nächsten Kapiteln auf Grund meiner Beobachtungen eingehend zu erörtern beabsichtige, verzichte ich hier auf eine detaillierte Kritik jener von WEISMANN aufgestellten Phylogenese der Hydromedusen und der damit verknüpften Cänogenese, und halte mich nur an die Hauptsachen, die von WEISMANN befolgte Untersuchungsmethode und ihre allgemeinen Erfolge.

Wie man sieht, verfuhr WEISMANN bei seinem Vergleich von Hydranthen und Medusen gerade so wie bei den früheren, schon diskutierten Vergleichen, insbesondere demjenigen der Gonanthen von *Coryne* und der Medusen (S. 251). Über die genetischen Beziehungen jener beiden Formen, der Hydranthen und der Hydromedusen, wird die Entwicklungsgeschichte überhaupt nicht befragt, sondern als entscheidende Tatsachen gelten wieder nur die anatomischen Ähnlichkeiten, die als angebliche Homologien die direkte Entstehung der Medusen aus Hydranthen beweisen sollen, worauf die Einzelheiten dieser Phylogenese nach freiem Ermessen festgestellt werden. Die auffälligen Abweichungen der Entwicklungsgeschichte der Hydromedusen von jener Phylogenese werden dagegen durch Cänogenien erklärt.

Diesem Verfahren liegt also derselbe Tatbestand zugrunde, den ich in meiner früheren Auseinandersetzung über genetische und anatomische Übereinstimmungen als Homoidien bezeichnete (S. 253). Die angezogenen Ähnlichkeiten von Hydranthenköpfchen und Medusen stehen eben in vollem Widerspruch zur Entwicklungsgeschichte der letzteren, der nach meinen Beobachtungen, namentlich seit der Kenntnis der Radialschläuche noch weit größer ist als Weismann annahm. Jene Ähnlichkeiten sind also weiter nichts als eine, vielleicht auffällige Homoidie. Nun ist aber noch kein einziger objektiver Grund bekannt geworden, warum eine Homoidie irgendeine Bedeutung für den genetischen Zusammenhang einzelner Teile oder ganzer Tiere haben sollte. Denn als einen solchen stichhaltigen Grund kann ich den allgemeinen Eindruck, den eine Homoidie auf den Beobachter macht — etwa daß ihre Bedeutungslosigkeit in der gedachten Richtung »unverständlich« wäre u. ä. — nicht gelten lassen, nachdem Konvergenzerscheinungen als Ähnlichkeiten von Teilen verschiedenen Ursprungs allgemein bekannt und anerkannt sind. Daher können jene angeblichen »Homologien« der Hydranthen und Medusen von vornherein über die direkte Abstammung der Hydromedusen von Hydranthen gar nichts aussagen.

Das Mittel, irgendwelche vermeintliche Widersprüche der Entwicklungsgeschichte durch Cänogenien zu erklären, ist ja nicht neu, aber stets von zweifelhaftem Wert gewesen. Sobald jedoch die Annahme einer umfassenden Cänogenie, wie im vorliegenden Fall, uns dazu dienen soll, eklatante Homoidien in wirkliche Homologien zu verwandeln, büßt sie jede Wahrscheinlichkeit ein.

Gegenüber dem eben erörterten Untersuchungsverfahren halte ich daran fest, daß die vergleichende Entwicklungsgeschichte die entscheidende Rolle in stammesgeschichtlichen Untersuchungen zu spielen hat. Und ich glaube den versprochenen Nachweis führen zu können, daß sie dieser Aufgabe vollkommen gewachsen ist. Die Ergebnisse, zu denen ich dabei komme, werden gleichzeitig die Unhaltbarkeit der bisherigen, im bewußten oder unbewußten Gegensatz zur Entwicklungsgeschichte geführten Untersuchungen offenbaren.

2. Ergebnisse der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen.

Die Mannigfaltigkeit dieser Geschlechtsindividuen ist so groß, und ihre Entwicklungsverläufe sind so verschieden, daß es notwendig erscheint, sie in kleineren Gruppen und in diesen die gemeinsamen Erscheinungen der Entwicklung zusammenzufassen, ehe man umfassendere Vergleiche anstellt. Ich fange daher mit den typischen Hydromedusen allein an.

Die Hydromedusen.

Obgleich die Verwandtschaft der Medusen der Athecata und der Thecaphora, wie sich alsbald zeigen wird, keine sehr nahe ist, stimmen sie doch in ihrer Entwicklung so weit überein, daß sie hier gemeinsam abgehandelt werden können. Von den untersuchten Formen gehören zu den Athecata *Podocoryne*, *Syncoryne*, *Bougainvillea*, *Dendroclava*, *Perigonimus*, *Pennaria* und *Tubularia*, zu den Thecaphora *Campanularia hincksi* und *C. calyculata*, *Obelia* (drei Arten) und *Clytia*. Die Medusen von *Campanularia hincksi* konnte ich leider nicht von ihren ersten Entwicklungsstufen an untersuchen, und muß diese, soweit nötig, nach Analogien mit andern Angehörigen derselben Gattung *Campanularia* ergänzen. — Es ist nicht wahrscheinlich, daß unter den übrigen, noch nicht untersuchten Hydromedusen sich wesentliche Abweichungen von dem bisher festgestellten Entwicklungsverlauf dieser Tiere finden werden.

Die Entwicklung der genannten Hydromedusen beginnt mit einer birn- oder kugelförmigen, alsbald gestielten Ausstülpung der ganzen Polypenwand, wobei es für die Deutung der Medusenbildung gleichgültig bleibt, wie der Träger dieser Knospen beschaffen ist (Hydranth, Blastostyl der Athecata — Gonanth der Thecaphora). Die Grundlagen des Medusenbaues, die sich aus dem einfachen Ectoderm und Entoderm dieser Knospen entwickeln, sind überall dieselben: das Außenectoderm, die vier Radialschläuche und der Glockenkern. Alle übrigen Medusenteile, das Manubrium, der Glockenrand mit seinen Anhängen, das Velum, die Umbrellarplatten u. a. sind sekundäre Bildungen und spielen in dem eigentlichen Aufbau der Meduse eine mehr oder weniger untergeordnete Rolle.

Das Außenectoderm verändert sich bis in die spätere Entwicklungsperiode gar nicht, gewinnt aber gerade dadurch seine Bedeutung: es bleibt während der eigentlichen Herstellung der Medusenglocke eine allseitig geschlossene, ununterbrochene Außenschicht derselben, so daß die spätere Exumbrellarfläche mit der gesamten Oberfläche der ersten Medusenknospe identisch ist, und alle übrigen Hauptteile der Meduse sich im Innern der Knospe entwickeln.

Die vier Radialschläuche sind Auswüchse des Entodermschlauchs der Knospe, die sich unzweideutig als Fortsetzungen der Magenrinnen und Täniolen der Knospe offenbaren und daher im Umkreise der ursprünglichen Entodermkuppe innerhalb der Knospe aufwachsen. Ihre Anlagen werden eigentlich durchweg — über *Campanularia hincksi* s. o. — vor der Einsenkung des Glockenkerns sichtbar, und folglich entstehen sie ganz unabhängig von demselben. Da sie anfangs stets, und bisweilen sogar durch erhebliche Abstände voneinander getrennt sind (*Syncoryne*, *Bougainvillea*, *Tubularia*, *Dendroclava*, *Campanularia hincksi*, *Obelia*, *Clytia*), ist die niemals wirklich beobachtete und vielmehr legendäre primäre Entodermlamelle mit allen Einzelheiten ihrer weiteren Umbildung aus der Zahl der entwicklungsgeschichtlichen Grundlagen der Hydromedusen endgültig zu streichen.

Der Glockenkern endlich entsteht durch eine Abspaltung einer tieferen Schicht des ursprünglichen Ectoderms am Scheitel der Knospe, so daß das Außenectoderm niemals unterbrochen wird. Nirgends fand sich als Anlage des Glockenkerns der Medusen eine Einstülpung des ganzen ursprünglichen Ectoderms; es kann nicht einmal die flache Delle, die ich ausnahmsweise an der Medusenknospe von *Podocoryne* sah, als Überrest einer solchen Einstülpung gedacht werden, da sie sich erst zeigt, nachdem der Glockenkern sich unter ihr bereits abgespalten hat. Seine Anlage ist vielmehr eine ganz solide, sehr früh vom Außenectoderm getrennte Masse, deren Aushöhlung ebenfalls der Vorstellung widerspricht, daß der Glockenkern aus einem hohlen Gebilde (Einstülpung) hervorgegangen sein könnte; denn bei *Bougainvillea*, *Dendroclava* und *Clytia*, und nach v. Lendenfeld auch bei *Eucopella* (S. 195) verwandelt sich das Innere des Glockenkerns zuerst in ein lockeres Füllgewebe, das also der glattwandigen Höhlung vorausging. Ferner läßt der Glockenkern durch seine erste vierkantige oder selbst kreuzförmige und vierzipfelige Gestalt (vgl. namentlich *Obelia* und *Clytia*) deutlich erkennen, daß er, statt die Bildung des umbrellaren Entoderms hervorzurufen, wie man früher annahm, vielmehr sich dem durch die Radialschläuche und das Außenectoderm umschriebenen Raum anpaßt.

Das vom Grunde der Glockenhöhle sich erhebende Manubrium mit dem sich daran eröffnenden Munde der Meduse ist nicht nur eine relativ späte Bildung (vgl. namentlich *Dendroclava*), sondern kann auch ganz fehlen (*Campanularia hincksi, C. calyculata, Eucopella*), ohne daß eine Andeutung dafür vorläge, daß dies durch Rückbildung geschah, und daß das Manubrium überhaupt zu den ältesten Medusenteilen gehören könne. Jedenfalls entstehen Manubrium und Mund ebenso wie die meisten Glockenteile im Innern der Knospe, also auch derjenigen Individualform der Hydropolypen, aus der die Meduse hervorging. — Die Randwülste und Tentakel gehören zu den letzten Bildungen der Medusenknospe und entstehen dicht um deren Scheitel.

Aus diesen Tatsachen läßt sich freilich der wirkliche Verlauf der Stammesentwicklung der Hydromedusen noch lange nicht ermitteln. Nach dem biogenetischen Grundgesetz zeigt uns die Entwicklungsgeschichte einer einzelnen Form, hier der sämtlichen Hydromedusen, in der Regel nicht deren wirkliche Ahnenformen, sondern nur die embryonal vereinfachten und verdeckten Abbilder derselben, gibt uns also nur einzelne mehr oder weniger allgemeine Aufschlüsse über ihren Bau, die erst mannigfach vervollständigt werden müssen, um zu einem deutlichen Gesamtbilde der gesuchten phyletischen Reihe vereinigt werden zu können. Dazu bedarf es natürlich möglichst umfassender Vergleiche mit den entsprechenden entwicklungsgeschichtlichen Befunden in andern nahestehenden Gruppen, wozu die große Zahl verschiedener nicht medusoider Keimträger ein weites Feld eröffnet. — Prüfen wir also zunächst, was die Entwicklungsgeschichte der Hydromedusen für sich allein über deren Vorfahren aussagt, was, mag es auch noch so allgemein lauten, wenigstens einen sicheren Ausgangspunkt für die folgenden Vergleiche liefert.

Wie die voranstehenden allgemeinen Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte der Hydromedusen lehren, ging ihre Bildung von gestielten, birnförmigen und geschlossenen Knospen aus, die in ihrem indifferenten Zustande ebenso gut mit den Knospen der Hydranthen wie der nicht medusoiden Keimträger übereinstimmen. Die ganze grundlegende Medusenbildung vollzieht sich im Innern dieser Knospen, so zwar, daß die Glocke aus der Wand der Knospe hervorgeht, und Glockenkern und Radialschläuche sich als vollkommene Neubildungen darstellen. Ferner geht die erste grundlegende Formbildung der Meduse keineswegs vom Glockenkern aus (vgl. Nr. 70, S. 16), sondern von den Radialschläuchen, denen er sich einfach anpaßt.

Aus diesen Daten läßt sich aus den schon angegebenen Gründen keine einzige Vorfahrenform der Hydromedusen bestimmt konstruieren, aber doch eines ganz sicher feststellen, daß die Hauptteile dieser

Medusen nicht in dem bisher allgemein angenommenen Sinn (S. 260) direkt aus Hydranthen hervorgingen.

Das Hypostom des Hydranthen ist weiter nichts als der oberste Abschnitt der Hydranthenknospe, und der Peristomrand umkreist seine Basis; sollte also das Manubrium der Meduse ein Homologon des Hypostoms und ihre Glocke der allmählich aufgewachsene Peristomrand sein, so müßte auch die ganze Kuppe der Medusenknospe sich in das Manubrium verwandeln und die Glocke im Umkreise dieser Kuppe frei hervorwachsen. Statt dessen entsteht aber die Glocke tatsächlich in der Wand der Medusenknospe selbst, also in dem angeblichen Homologon des Hypostoms, und das Manubrium entsteht als spätere Neubildung im Innern der Glocke, also auch im Innern dessen, was dem Manubrium im ganzen homolog sein sollte — Widersprüche, wie sie nicht krasser gedacht werden können.

Ferner widerspricht die Entstehung des Glockenkerns, des vermeintlichen Homologons des Hypostom-Ectoderms, der Vorstellung, daß das Hypostom sich allmählich in den glockenförmig aufwachsenden Peristomrand eingesenkt und gar die Glockenbildung hervorgerufen hätte. Denn die solide Glockenkernanlage zeigt keine Spur einer Einsenkung des ganzen Ectoderms, und ist an der Glockenbildung nur passiv beteiligt. — Ebensowenig ist es statthaft anzunehmen, daß das Manubrium, obgleich es in der individuellen Entwicklung der Meduse zuerst ganz fehlt und oft erst recht spät als Neubildung auftritt, dennoch der älteste Medusenteil sei; dies widerstreitet jeder entwicklungsgeschichtlichen Erfahrung (S. 252). Endlich würde das Aufwachsen des Peristomrandes nur eine Glocke mit einem zweiblättrigen Entodermkelch schaffen können, der in der Medusenknospe jedoch nie vorkommt, wogegen deren Radialschläuche als ihr eigentümliche Neubildungen im Hydranthen überhaupt keine Homologa haben.

Aus allem folgt also, daß die Ähnlichkeit von Hypostom und Manubrium, von tentakeltragendem Peristomrand und Glocke, von Hydranthen- und Medusenmund keine Homologie, sondern nur eine phylogenetisch bedeutungslose Homoidie ist.

An diesem Ergebnis wird natürlich dadurch nichts geändert, daß Medusen und Hydranthen immerhin gemeinsame Merkmale haben, namentlich die erste Form der birnförmigen Knospen und die Täniolen und Magenrinnen, von denen ja die medusoiden Radialschläuche ausgehen. Denn diese unzweifelhaft homologen Erscheinungen besagen doch nichts weiter, als daß die Medusen ebenso wie alle andern Geschlechtsindividuen der Hydropolypen in letzter Linie von deren ältesten Individualformen, den Polypen oder Hydranthen abstammen, was ja gar nicht in Frage gestellt, sondern vielmehr der natürliche erste Ausgangspunkt unsrer ganzen Untersuchung ist. Im übrigen richtet sich aber diese darauf, vermittels der Entwicklungsgeschichte die Zwischenstufen zwischen Meduse und Hydranthen zu veranschaulichen. An den Medusen allein ließ sich zunächst nur feststellen, daß die Grundlagen ihres Baues, die Radialschläuche und der Glockenkern in ihren besonderen Lagebeziehungen den Hydranthen fremde Neubildungen sind, und daß sie sich innerhalb geschlossener, birnförmiger Keimträger entwickelt haben müssen. Durch Vergleichung mit der Entwicklungsgeschichte der andern Geschlechtsindividuen gilt es nun zu eruieren, auf welchem Wege jene beiden Embryonalanlagen und ihre Lagebeziehungen entstanden.

Die sessilen Keimträger der Thecaphora.

Ich beginne mit den Thecaphora, weil deren sessile Keimträger mir am vollständigsten bekannt geworden sind, und unterwerfe einer vergleichenden Betrachtung zuerst die Entstehung der ganzen Keimträger.

Soweit bekannt entstehen alle Keimträger der Thecaphora, einschließlich der Medusen, in den sogenannten Gonangien, und innerhalb der Gonotheca befindet sich anfangs überall das gleiche Individuum, der Gonanth (früher »Blastostyl« genannt, vgl. S. 114) mit einer Deckenplatte, einem durch eine Einschnürung (Hals) davon abgesetzten Stamm und einem Stiel, die sich überall in gleicher Weise differenzieren, so daß an einer ursprünglichen Übereinstimmung aller Gonangien nicht zu zweifeln ist. Ihre spätere Verschiedenheit beginnt dann mit der Entwicklung der eigentlichen Keimträger[1], die, wie aus dem beschreibenden Teil dieser Untersuchungen zu entnehmen ist, in die folgenden Gruppen verteilt werden können.

1) Der Stamm des Gonanthen verwandelt sich in einen Keimsack, der sich jedoch von dem übrigen Gonanthen nicht trennt, sondern ein integrierender Teil desselben und zwar sein Hauptteil bleibt. Der Gonanth wird also selbst zum Keimträger (*Diphasia p. p.*, *Plumularia setacea*).

2) Der Keimsack entsteht noch im Gonanthen und bleibt innerhalb

---

[1] Die accessorische Bildung des Mantels, der kein integrierender Teil des Keimträgers ist, bleibt hier vorläufig unberücksichtigt.

des Ectoderms des Gonanthen liegen, während sein Entodermschlauch sich abzuschnüren beginnt — innerer Keimsack des Gonanthen (*Diphasia, Aglaophenia, Antennularia*).

3) Der Keimsack differenziert sich noch im Gonanthen, schnürt sich aber darauf vollständig von dem letzteren ab, und wird als Keimträger zu einem gestielten Anhang des Gonanthen (*Sertularia, Plumularia echinulata, P. frutescens*).

4) Die Abschnürung des Keimsacks beginnt noch vor seiner Differenzierung, also nach Art einer Knospung, die zuletzt ganz ebenso wie bei typischen Medusenknospen erfolgt. Der Keimträger ist also dann eine Knospe des Gonanthen (*Halecium, Gonothyraea, Campanularia*).

Diese entwicklungsgeschichtlich begründete Reihenfolge der Keimträger kann keine regressive sein in dem Sinne, daß die Gonanthenknospen der vierten Gruppe sich allmählich in die im Gonanthen selbst liegenden Keimsäcke der ersten Gruppe verwandelt hätten. Dagegen spricht zuerst der Umstand, daß die Keimträger jener Reihe nirgends eine Rückbildung erkennen lassen. Dies wurde schon an den meisten der fraglichen Arten begründet (S. 125, 132, 156, 209, 228) und kann jetzt auch ganz allgemein bestätigt werden.

Damit die früh auftretende Knospe einer Campanularide sich in den sehr spät abgeschnürten Keimsack einer *Sertularia* verwandelte, müßte vor allem ihr Hervorwachsen sich außerordentlich verspäten; dies widerspräche jedoch jeder entwicklungsgeschichtlichen Erfahrung, wonach jede Anlage in einem progressiven oder regressiven Entwicklungsverlauf unter Umständen immer früher auftreten kann, aber sich niemals wirklich und gar in hohem Maße verspätet. Daß die Knospen an den Gonanthen früher auftreten als die Abschnürung der eigentlichen Keimsäcke auch nur beginnt, bedeutet also vielmehr einen Fortschritt von den letzteren zu den Knospen. Auch kennen wir ein sehr treffendes Beispiel einer wirklichen Rückbildung von gestielten Keimträgern bei *Sertularella* (S. 136, 143). Da geht der Keimsack vollständig zugrunde und die Keimsackbildung im Gonanthen erscheint nicht als eine Fortsetzung des ersteren, sondern als eine Neubildung und ein Ersatz desselben. Solche Rückbildungserscheinungen fehlen aber unter den oben aufgezählten Thecaphora vollständig.

Am sichersten wird aber die fragliche Verwandlung der Knospen in Keimsäcke dadurch widerlegt, daß der polypoide Ursprung der letzteren sich positiv nachweisen läßt. Die Keimsäcke der Sertulariden und Plumulariden entstehen, wie wir sahen, ungleich den Knospen der übrigen Thecaphora, als Teilungsprodukte des Gonanthen, so zwar, daß der Keimsack vor seiner Abschnürung, mit allen seinen Hauptteilen fertig gebildet, einen integrierenden Abschnitt des Gonanthen darstellt, und durch seine Abschnürung nur wiederholt, was sich schon an den Hydranthen derselben Hydropolypen bei der Herstellung ihres halbabgeschnürten Bruchsacks abspielte (S. 125). Gerade so wie die Täniolenbildung der Hydranthen sich auf die Gonanthen, Keimsäcke und Knospen übertrug (S. 108, 187, 193), so vererbten auch die Hydranthen der Sertulariden und Plumulariden ihre Bruchsackbildung auf die Gonanthen, deren Hauptabschnitt sich allmählich abschnürte. War der Bruchsack nur ein unselbständiges Anhangsgebilde des Hydranthen, so war auch der halbabgeschnürte Keimsack bloß ein polypoides Organ, das diese Bedeutung auch durch eine vollständige Stielbildung nicht einbüßte (S. 125, 148).

Anderseits führt die unvollständige Abschnürung des Bruchsacks von *Aglaophenia, Antennularia, Diphasia* zu den völlig intakt bleibenden Gonanthen von einigen Diphasien und der ganzen Art *Plumularia setacea,* wodurch die progressive Reihe der Gruppen 1—3 sichergestellt ist.

Bei *Halecium* und *Campanularia verticillata* sehen wir alsdann den Übergang jener polypoiden Anhangsgebilde der Gonanthen der Sertulariden und Plumulariden in Knospen eingeleitet und bei den übrigen Campanulariden vollends durchgeführt. Je früher die Abschnürung beginnt, desto weniger erscheint der abgeschnürte Teil im Gonanthen vorgebildet, bis er zuletzt genau so wie eine jede andre Knospe entsteht, als indifferenter und sich erst allmählich differenzierender Auswuchs des Trägers. Ist aber einmal der Übergang der polypoiden Keimsäcke in die Knospen der Campanulariden dargelegt, so kann ein Zweifel darüber nicht mehr obwalten, daß diese letzteren Knospen sämtlich, auch wenn sie sich zu wirklichen Medusen entwickeln, Folgezustände der Keimsäcke der Sertulariden und Plumulariden sind.

So beweist also die Entwicklungsgeschichte der Gonangien und Hydranthen der Thecaphora, daß die in den Gruppen 1—4 enthaltene Reihenfolge der sessilen Keimträger der Thecaphora eine progressive ist, und daß sie von einfachen polypoiden Gonanthen ausgehend kontinuierlich bis zu den Medusenknospen der Campanularien (*C. hincksi, C. calyculata*) führt.

Tatsächlich sind also die sessilen Keimträger (Gonophoren aut.) der Thecaphora nicht medusoiden Ursprungs, sondern es stammen umgekehrt die Medusenknospen der Thecaphora von rein polypoiden Gonanthen ab.

Trotz der geschilderten Kontinuität findet jedoch in der ganzen Reihe ein zweifacher merkwürdiger Wechsel in der Individualität der Keimträger statt. In der Gruppe 1 ist der polypoide Gonanth selbst der Keimträger, in den Gruppen 2—4 jedoch ein vom Gonanthen getrenntes Produkt desselben, und ferner ist das letztere zuerst ein Teilungsprodukt (Gruppe 2, 3), das sich weiterhin in eine Knospe verwandelt (Gruppe 4). Diese letztere Metamorphose mag in der Tierwelt überhaupt nicht selten vorgekommen sein; doch ist mir kein eben so bestimmtes Beispiel des Ursprungs einer Knospung aus einem Teilungsvorgange bekannt wie das obige[1]. Noch auffallender ist, daß in der zweifellos zusammenhängenden Reihe der Gonangien zwei nicht direkt homologe Arten von Keimträgern vorkommen, die polypoiden ungeteilten Gonanthen selbst und deren Anhangsgebilde, — eine Tatsache, die uns später noch beschäftigen wird.

Die vorhin nach den Stufen 1—4 festgestellte phyletische Entwicklungsreihe der Keimträger der Thecaphora bedeutet aber keineswegs eine einfache, geradlinige Aufeinanderfolge der aufgezählten Formen, sondern nur den allgemeinen Fortschritt der Organisation von den indifferentesten Keimsäcken (*Plumularia setacea*) zu durchaus medusoiden Bildungen (*Campanularia hincksi, C. calyculata*). Denn es liegt z. B. auf der Hand, daß dieser Fortschritt zunächst in den beiden Familien der Sertulariden und Plumulariden in getrennten Parallelreihen vor sich ging, und daß, wenn in einer dieser Reihen Arten einer Gattung durch andre Gattungen getrennt erscheinen (1. *Plumularia setacea* — 2. *Aglaophenia, Antennularia* — 3. *Plumularia echinulata*), dies so zu erklären ist, daß einzelne Glieder einer kontinuierlichen Metamorphosen-Reihe uns gegenwärtig fehlen, und dafür die dort vermißten Zwischenformen nur in divergierenden Seitenzweigen erhalten sind.

Wie nun die festgestellte Progression in den einzelnen Körperteilen verlief, soll nun durch die Untersuchung derselben in den verschiedenen Keimträgern eruiert werden.

1) Ich beginne mit *Campanularia calyculata,* weil ihre Medusen (*Agastra*) sich unmittelbar an andre echte Medusen, vor allem natürlich der Thecaphora, *Obelia* und *Clytia,* anschließen (S. 199). Die besonders nahe Verwandtschaft gerade dieser Medusen ergibt sich schon aus ihrer Zugehörigkeit zur selben Familie der Campanularidae und aus ihrer gleichen Entwicklung an den Gonanthen von Gonangien, innerhalb

---

[1] Ich will nur kurz darauf hinweisen, daß die Hydranthenknospen an den Spitzen der Stämme und Zweige mancher Sertulariden und Plumulariden sich ebenfalls als Teilungsprodukte jener Spitzen darstellen.

der den Thecaphora eigentümlichen Mantelhüllen u. a. Anderseits ist es gar nicht zu verkennen, daß *Agastra* immerhin eine ältere Form ist als die Medusen von *Obelia* und *Clytia* und gewissermaßen eine Vorstufe zu denselben darstellt.

Die typische Vierzahl der Radialschläuche ist bei *Campanularia calyculata* noch nicht vollkommen fixiert, da in der ersten Anlage nur drei Schläuche aus dem Magen hervortreten, und erst durch die höher hinauf erfolgende Spaltung eines derselben die Vierzahl erreicht wird (S. 199). Erinnert man sich ferner, daß dasselbe in den unvollkommenen Medusenknospen von *Campanularia hincksi* stattfindet, und daß die nicht medusoiden, also noch älteren Knospen von *Campanularia verticillata* in der Regel nur drei, diejenigen von *Gonothyraea*, *Campanularia flexuosa* und *Halecium* nur zwei bis drei den Radialschläuchen homologe Entodermröhren besitzen (S. 176, 180, 190, 209, 215), so folgt daraus, daß die Zunahme der Zahl der Radialschläuche einen phyletischen Fortschritt bedeutet, und folglich die noch nicht fixierte Vierzahl bei *Campanularia calyculata* eine Vorstufe zu der ganz regelmäßigen Vierzahl bei *Obelia* darstellt. Die bei *Clytia* ausnahmsweise beobachtete Dreizahl (S. 246) wird also als eine Art von Rückschlag aufzufassen sein.

Endlich sind der vollständige Mangel eines Manubrium in den Medusen von *Campanularia calyculata* und ihr häufiges Sessilbleiben (S. 201) ebenfalls Erscheinungen, die sie von der älteren *Campanularia hincksi* oder ähnlichen Formen erbten, sowie auch nach der Entwicklungsgeschichte der vollkommenen Medusen das Manubrium und die Ablösung vom Stock nur ein sekundärer Erwerb sein können. — Nach allem kann man also behaupten, daß die Medusen von *Campanularia calyculata* und wohl auch diejenigen von *Eucopella* die nächste Vorstufe der *Obelia*-Medusen recht genau wiedergeben.

2) Die medusoiden Knospen von *Campanularia hincksi* sind in ihren Grundlagen, nämlich der Umbrella mit den Radialschläuchen und der vom Glockenkern gebildeten Glockenhöhle, den Medusenknospen von *Campanularia calyculata* wesentlich gleich, treten aber im übrigen doch eine Stufe zurück. Denn ihnen fehlt außer dem Manubrium noch die sekundäre Bildung der Umbrellarplatten, des Velum, der Tentakel, wozu noch die dauernde Seßhaftigkeit kommt. Immerhin schließen sie sich ebenso an *Campanularia calyculata* an, wie diese an *Obelia* und *Clytia*.

3) An *Campanularia hincksi* reiht sich ferner *Campanularia verticillata* an, obgleich ihre Knospen nicht mehr einfach medusoid genannt

werden können. Allerdings schaffen ihre drei bis vier peripher gestellten Entodermröhren einen Centralraum, in den ähnlich wie bei *Campanularia hincksi* eine die Keimzellen einschließende Ectodermmasse einwandert und in den weiblichen Knospen sich sogar aushöhlt; dagegen fehlt eine Trennung dieser Masse in ein Innen- und ein Außenectoderm, und dadurch die Möglichkeit, vollkommene Homologa eines Glockenkerns und eines Exumbrellarepithels festzustellen. In welcher Weise die Geschlechtsknospen von *Campanularia verticillata* trotzdem die übrigen Keimträger der Thecaphora, denen jede Medusenähnlichkeit abgesprochen werden muß, mit den unzweifelhaft medusoiden Knospen verbinden, wird sich aus der folgenden Untersuchung jener Keimträger ergeben.

4) Die Keimträger von *Campanularia flexuosa*, *Gonothyraea*, *Halecium* müssen deshalb mit den Keimsäcken der Sertulariden und Plumulariden zusammen abgehandelt werden, weil sie keine geradlinige Entwicklungsreihe bilden, wie die drei besprochenen *Campanularia*-Arten nebst *Obelia* und *Clytia*. Die phyletische Progression der Entwicklung verlief an ihren Hauptbestandteilen nicht parallel, sondern divergierte vielmehr an verschiedenen Punkten des phyletischen Verlaufs in verschiedenen Richtungen, so daß nichts übrig bleibt, als den Entwicklungsfortschritt an jenen Hauptbestandteilen, dem Ectoderm und dem Entoderm einzeln aufzusuchen und erst daraus die geradlinige Stammesgeschichte der Medusen zu rekonstruieren.

Von der Ausbildung des Entodermschlauchs der bezeichneten Thecaphora ist nicht mehr viel zu sagen. Bei den Sertulariden und Plumulariden behält er, abgesehen von den häufigen unregelmäßigen Einbuchtungen durch die Eizellen, seine einheitliche sackförmige Gestalt bei; nur bei *Plumularia echinulata* zeigen sich die ersten Spuren einer wirklichen Verzweigung, die erst bei *Halecium*, *Campanularia flexuosa* und *Gonothyraea* zur Bildung kürzerer oder längerer Röhren führt, aber noch nicht ganz beständig ist. Die zunehmende Fixierung der Zahl und Stellung dieser Röhren in der Reihe der jüngeren Campanularien, *Obelia* und *Clytia* wurde schon erwähnt. — Die wesentlichsten Momente in dieser Ausgestaltung des Entodermschlauchs sind nun die folgenden.

Seine Verzweigung ist schließlich immer auf die Täniolen und daher selbst in den ersten unregelmäßigen und unbeständigen Stadien auf eine selbständige Formbildung des Entoderms zurückzuführen (S. 176, 181, 187, 207, 215). Daher bestimmen die peripher aufwachsenden Entodermröhren, sobald sie die Zahl von drei bis vier erreicht haben, den für die Entwicklung eines Glockenkerns nötigen Binnenraum und damit die formale Grundlage des Medusenbaues, und nicht der Glockenkern, dem man diese Rolle bisher zuschrieb (S. 265). Nur hängt dies zugleich davon ab, daß die Entodermröhren nicht so spät erscheinen wie in allen hier in Frage stehenden Thecaphora, nämlich nachdem das Innenectoderm bereits eine von einem Glockenkern ganz abweichende Lage außerhalb des Entoderms eingenommen hat, so daß z. B. die drei Entodermröhren von *Gonothyraea* innerhalb des sie kappenförmig überziehenden Innenectoderms (Glockenkern aut.) eher an einen »verzweigten Spadix« als an die Radialschläuche erinnern, deren Homologa sie doch sind (S. 215, 216). Indem sie aber in den jüngeren Knospenformen (*Campanularia verticillata* usw.) der schon erörterten Entwicklungsregel folgend, merklich früher erscheinen und dadurch dem noch nicht festgelegten Innenectoderm nebst den Keimzellen eine Einwanderung zwischen sie gestatten, werden die richtigen, medusoiden Lagebeziehungen der Radialschläuche gewonnen.

Nach der Entodermbildung der hier besprochenen Keimsäcke und Geschlechtsknospen würde sich also die folgende Reihe ergeben: 1) Sertulariden und Plumulariden; 2) *Plumularia echinulata;* 3) *Halecium, Campanularia flexuosa, Gonothyraea,* woran sich die schon festgelegte Reihe der übrigen Campanulariden anschließt.

Ganz anders verhält sich der ectodermale Teil derselben Keimsäcke und Knospen, das Innenectoderm. Unzweifelhaft hat der Umstand, daß es sowohl bei den Athecata (*Hydractinia, Clava*) wie bei den Thecaphora (*Sertularia, Gonothyraea*) eine ähnliche apicale und linsenförmige Anlage zeigt wie bei den bekanntesten Medusen der Athecata, zu der Vorstellung geführt, daß darin schon eine wesentliche Übereinstimmung mit einem Glockenkern zu erblicken sei. Dies ist aber bei den Thecaphora schon deshalb nicht zutreffend, weil jene Linsenform dort gerade bei den vollkommenen Medusen (*Obelia, Clytia*) nicht vorkommt (S. 232, 246), sondern nur bei den beiden genannten nicht medusoiden Keimträgern, und bei *Gonothyraea* sogar merkwürdigerweise nur bei den weiblichen Knospen (S. 216, 224). Daher kommt es bei der Untersuchung, welche Bedeutung das Innenectoderm für die Medusenbildung hat, weniger auf die Art seines ectodermalen Ursprungs und seine allgemeine Homologie mit einem Glockenkern an als darauf, wie und unter welchen Bedingungen es zu einer wirklichen Glockenkernbildung hinüberführt, die, wie wir wissen, unter den Thecaphora erst bei *Campanularia hincksi* auftritt. — Auch darauf gibt uns die vergleichende Entwicklungsgeschichte Aufschluß.

Am einfachsten läßt sich die Entstehung des Innenectoderms bei den ältesten Keimträgern der Thecaphora, den Gonanthen von *Plumularia setacea* verstehen (S. 151). Nachdem die Eizellen aus dem Entoderm hervorgetreten sind und sich in die Basalschicht des Ectoderms eingelagert haben, trennt sich diese letztere als Innenectoderm von dem übrigen oder Außenectoderm ab. Es kann also in diesem Fall von einer selbständigen Anlage des Innenectoderms gar nicht gesprochen werden, sondern es handelt sich lediglich um ein in seinem ganzen Umfange schon vorher bestandenes Gewebe, dessen Abspaltung durch die von außen eindringenden Keimzellen veranlaßt wird. — Wesentlich ebenso erfolgt die Bildung des Innenectoderms bei *Aglaophenia* (vgl. namentlich *Aglaophenia pluma* ♂), *Antennularia* und *Campanularia flexuosa* ♀ (S. 165, 168, 207). Das einfachste und ursprünglichste Innenectoderm wird also zuerst durch die ins Ectoderm eindringenden Keimzellen aus dem letzteren herausgelöst, gerade so wie das analoge Parentoderm von *Sertularella* ♀ durch die Keimbildung hervorgerufen wird (S. 141).

Bei *Plumularia echinulata* und *Diphasia* vollzieht sich aber die Sonderung des Innenectoderms, ohne daß die angrenzenden Eizellen in der vorhin angegebenen Weise den unmittelbaren Anstoß dazu geben. Der frühere Causalzusammenhang zwischen beiden Vorgängen, dem Eintritt der Keimzellen ins Ectoderm und der Sonderung des Innenectoderms, hat sich also in diesen beiden Fällen in der Richtung verschoben, daß die Entstehung des Innenectoderms selbständiger erscheint. Dies steigert sich bei *Sertularia*, deren Innenectoderm trotz der Keimzellen im ganzen Keimsack nur an einer beschränkten Stelle entspringt, und noch deutlicher bei *Gonothyraea*, wo es sich auch in völlig sterilen Knospen, also ebenso wie in allen freien Hydromedusen, völlig unabhängig von den Keimzellen entwickelt. Daraus folgt, daß die Entstehung des Innenectoderms der Thecaphora erst im weiteren Verlauf ihrer Phylogenese eine ganz selbständige wurde (vgl. S. 144).

Bei *Halecium*, *Campanularia flexuosa* ♂ und *C. verticillata* sondert sich nun überhaupt kein Innenectoderm ab und wird durch das ganze ungeteilte Ectoderm vertreten, obgleich diese drei Arten und namentlich *Campanularia verticillata* in mehreren Beziehungen (Knospenbildung, Entodermröhren) den medusenbildenden Campanulariden unzweifelhaft näher stehen als die ein Innenectoderm besitzenden Sertulariden und Plumulariden[1]. Diese eigentümliche Erscheinung gleich durch eine Rückbildung oder wenigstens eine Hemmungsbildung erklären zu wollen, liegt aber um so weniger eine Veranlassung vor, als das Innenectoderm noch in andrer Beziehung einen ganz unregelmäßigen Wechsel seiner Bildung offenbart, nämlich in seiner Aushöhlung.

---

[1] Immerhin sei dazu bemerkt, daß die Entstehung der Samenzellen im Ectoderm (*C. flexuosa*) oder ihre Einwanderung in dasselbe (*Halecium*, *C. verticillata*)

Schon bei *Sertularia* zeigt sich das Innenectoderm in zwei Schichten gespalten, freilich nicht ganz vollständig und nur für eine kurze Zeit. Dagegen entsteht bei *Gonothyraea* innerhalb des apical entspringenden Innenectoderms ein weiter und dauernder Raum, der aber nur mit derselben Einschränkung mit einer Glockenhöhle verglichen werden kann wie das Innenectoderm mit einem Glockenkern (S. 218, 227). Für eine wirkliche Homologie beider Höhlungen fehlen ebenso wie an der sie einschließenden Ectodermmasse die identischen Lagebeziehungen: eine Höhle, die außerhalb der, den Radialschläuchen homologen Entodermröhren liegt, ist ebensowenig eine Glockenhöhle wie das gleichgelagerte Innenectoderm ein Glockenkern. Ja, noch mehr. An derselben Stelle, wo bei *Campanularia hincksi* eine richtige Glockenhöhle entsteht, bildet sich auch bei *Campanularia verticillata* innerhalb der Entodermröhren (Radialschläuche) ein Raum, der aber trotzdem nicht als wirkliche Glockenhöhle bezeichnet werden kann, weil seine Wand eben kein Innenectoderm ist. Diese Aushöhlung, die schließlich doch zur Ausbildung einer Glockenhöhle hinüberführt, ist also von der Sonderung eines Innenectoderms unabhängig; und zur Bestätigung dessen dient die Beobachtung, daß die Aushöhlung nicht etwa central, sondern bei *Campanularia hincksi* ebenso wie bei *Campanularia verticillata* in den vier Interradien beginnt, und gewissermaßen durch eine Trennung der vier radialen Gonaden, folglich durch diese veranlaßt wird[1].

Die Bildung der künftigen Glockenhöhle ist anfangs ebenso wie die Sonderung des Innenectoderms durch die Keimzellen oder Gonaden veranlaßt und erscheint erst auf späteren phyletischen Stufen selbständig.

Das letzte hier zu erwähnende Moment, das bei der Verwandlung des Innenectoderms in den Glockenkern vollkommener Medusen eine Hauptrolle spielt, ist die bereits sattsam hervorgehobene grundsätzliche Abhängigkeit seiner Formbildung vom Entodermschlauch (S. 96, 193, 234).

---

ein das Spermarium durchsetzendes Füllgewebe hervorruft und so die Sonderung eines Innenectoderms wenigstens vorbereitet.

[1] Die Reste einer solchen nicht ganz regelmäßigen Dehiscenz sehe ich eben in dem Füllgewebe, das die Glockenhöhle so mancher Medusen anfangs durchzieht (S. 39, 44, 202, 247).

Solange dieser ungeteilt bleibt, ist das Innenectoderm — wenn man vorläufig von den Keimzellen absieht — eine kappen- oder sackförmige Außenhülle des Schlauchs; erst nach dem Erscheinen von drei bis vier Entodermröhren (Radialschläuche) vermag das interradial zwischen sie einwandernde Innenectoderm die Lagebeziehungen eines Glockenkerns zu erlangen, und zwar nur unter der Bedingung, daß die Entwicklung jener Röhren frühzeitig beginnt, bevor das Innenectoderm zu einer Außenhülle geworden ist. Diese Abhängigkeit des Glockenkerns von den Radialschläuchen zeigt sich noch bei den Medusen, nicht bloß von *Campanularia hincksi* und *C. calyculata*, sondern auch von *Obelia* und *Clytia*, in der kappenförmigen Anlage des Glockenkerns mit den vier interradialen Kanten und Zipfeln, die mit dem vielberufenen »Entodermkelch« der Medusenknospen ganz unvereinbar ist.

Das Innenectoderm ist ursprünglich durchweg eine kappenförmige Außenhülle des Entodermschlauchs und geht erst nach der Entstehung von drei bis vier Radialschläuchen und in vollkommener Anpassung an sie in den centralen Glockenhöhlensack über.

Die voranstehenden Vergleiche beweisen, daß die Entwicklung des Innenectoderms in den Einzelheiten seiner Bildung (Sonderung überhaupt, Aushöhlung, Anpassung an das Entoderm) so divergiert, daß die Einzelreihen nicht im geringsten korrespondieren. Diese Divergenz oder Variabilität kann aber nicht wundernehmen, wenn man weiß, daß das Innenectoderm nicht, wie man bisher annahm, schlechtweg eine selbständige Bildung gleich einem vollkommenen Glockenkern, sondern ein in Entwicklung befindlicher und von vielen Formbedingungen abhängiger Teil ist. Wie bezüglich der ganzen Keimträger handelt es sich also auch beim Innenectoderm darum, den allgemeinen Gang und die Hauptmomente seiner Entwicklung bis zum Übergang in einen Glockenkern zu veranschaulichen, ohne Rücksicht darauf, daß die Einzelerscheinungen dieser Entwicklung jenem allgemeinen Gang einmal vorauseilen, ein andermal dagegen zurückbleiben.

Jene Hauptmomente sind erstens die Abhängigkeit seines Ursprungs und seiner Aushöhlung von den Gonaden und zweitens die Abhängigkeit seiner definitiven Formbildung oder seiner mit einem Glockenkern übereinstimmenden Lagebeziehungen von den Radialschläuchen. Diese für den Medusenbau maßgebenden Lagebeziehungen wurden erst bei *Campanularia verticillata* gewonnen, an die sich gleich die medusenbildenden Campanularien anschließen. Freilich besitzt *Campanularia verticillata* kein wirkliches Innenectoderm, aber doch eine durch die Keimzellen und Gonaden veranlaßte Vorbereitung gewisser Ectodermteile zur Herstellung eines centralen und hohlen Glockenkerns, so daß es zur Vollendung des Medusenbaues nur noch der Abspaltung jener Teile von einem Außenectoderm bedarf. Das Auftreten einer Zweischichtung und Aushöhlung in einem kappenförmigen Innenectoderm (*Sertularia*, *Gonothyraea*) hat für die Glockenkernbildung gar keine Bedeutung, da es außerhalb des geraden Fortschritts vom Innenectoderm zum Glockenkern fällt. Deshalb bringt eine solche Kombination bei *Gonothyraea* eben nur eine aberrante Form, eine »Pseudomeduse« zustande (S. 229). Alles, was dem Innenectoderm für die Herstellung eines Glockenkerns Bedeutung verleiht, ist erst in den Knospen von *Campanularia verticillata* erreicht, oder wenigstens angelegt, und das kappenförmige Innenectoderm aller übrigen Thecaphora — Sertularidae, Plumularidae, *Halecium*, *Gonothyraea*, *Campanularia flexuosa* — stellt bestenfalls nur ein Material für die Glockenkern-Bildung dar.

Ähnlich liegen die Verhältnisse in der Entwicklung der formbestimmenden Radialschläuche und der ganzen Keimträger. Bei allen Thecaphora bis zur *Campanularia verticillata* zeigen sich nur die mehr oder weniger unvollkommenen Vorstufen zu jenen Radialschläuchen; und wenn die Knospenbildung bei *Campanularia flexuosa* und *Gonothyraea* vielleicht etwas vollkommener erscheint als bei *Halecium* und *Campanularia verticillata*, so werden diese Knospen dadurch echten Medusenknospen doch nicht näher gerückt als diejenigen von *Campanularia verticillata*. Es wiederholt sich auch in diesen Beziehungen die erwähnte Divergenz.

Fassen wir alles zusammen. Bei den Thecaphora gibt es keinen gleichmäßigen Fortschritt der Entwicklung von den ersten Geschlechtsindividuen bis zu wirklichen Medusen. In der großen Mehrzahl (S. 273) giebt es nur Keimträger von nicht medusoidem Bau, die auch mit der Medusenbildung nicht durchweg in direktem Zusammenhange stehen. Das Hauptinteresse an diesen Keimträgern besteht darin, daß als solche anfangs die einfachen Gonanthen auftreten, dann die von ihnen abgeschnürten polypoiden Keimsäcke, endlich die daraus hervorgehenden Knospen. Das in diesen Keimträgern enthaltene Material zur Medusenbildung entwickelt sich in divergenten Richtungen und führt erst innerhalb der Gattung *Campanularia* zur wirklichen Medusenbildung. Radialschläuche und Glockenkern sind dabei von recht ungleicher Bedeutung; jene bestimmen die Grundform der Meduse und sind somit die eigentlichen Medusenbildner, während der passiv in sie verlagerte Glockenkern zunächst nur eine durch die Gonaden gesonderte und später ebenfalls durch sie gevierteilte Gewebsschicht ist, was dann zur Glockenhöhle führt.

Die sessilen Keimträger der Athecata.

Unter den mir bekannt gewordenen sessilen Keimträgern der Athecata ist die Mannigfaltigkeit der Formen und Abstufungen leider eine viel geringere als bei den Thecaphora, so daß in manchen Fällen nichts übrig bleibt, als die Lücken durch Analogieschlüsse auszufüllen.

Alle sessilen Keimträger der Athecata sind im Gegensatz zu denen der Thecaphora ganze, ungeteilte Gonanthen, die naturgemäß in drei Kategorien zerfallen: 1) solche Gonanthen, die nur aus den zwei Epithelien des Ectoderms und des Entoderms bestehen (*Corydendrium, Eudendrium, Dicoryne*), 2) die nicht medusoiden, aber mit einem Parectoderm oder Parentoderm versehenen Gonanthen (*Hydractinia, Clava, Coryne*), 3) die medusoiden Gonanthen von *Cordylophora.* — Auch diese Reihe ist wie bei den Keimträgern der Thecaphora eine progressive, von den einfachsten Formen (1) bis zu den Medusen hinauf. Denn abgesehen davon, daß die überwiegende Mehrzahl dieser Gonanthen keine Spuren eines Medusenbaues aufweist (S. 62, 68, 77, 89, 95), konnte gerade für die indifferentesten von ihnen, nämlich diejenigen von *Corydendrium,* die Abstammung von Hydranthen direkt veranschaulicht (S. 62), und für die einzige medusenähnliche Form (*Cordylophora*) die Abstammung von Medusen widerlegt werden (S. 111).

Zu der dritten Kategorie gehören, soweit bisher bekannt, nur die Gonanthen von *Cordylophora lacustris*[1]. Sie entsprechen nach meinen Beobachtungen (S. 109) wesentlich den männlichen Geschlechtsknospen von *Campanularia verticillata,* jedoch mit dem Entwicklungsfortschritt, daß die Außenschicht des Ectoderms sich als Außenectoderm von dem Innenectoderm trennt. Der weibliche Gonanth umfaßt innerhalb des Außenectoderms vier bis fünf aus dem Basalkelch (Magen) aufsteigende, den Radialschläuchen der Medusen homologe Entodermröhren — jene Zahl wird von den männlichen Gonanthen meist nicht erreicht —, und ein die Keimzellen umhüllendes, füllgewebiges Innenectoderm, das den Binnenraum zwischen den Röhren ausfüllt und das Außenectoderm nur interradial berührt, also durchaus die Lagebeziehungen eines Glockenkerns aufweist. Allerdings fehlt noch eine Aushöhlung dieses Innenectoderms ebenso wie in den männlichen Knospen von *Campanularia verticillata*; da jedoch die weiblichen Knospen derselben *Campanularia* sich, wenngleich in unvollkommener Weise aushöhlen, so ergibt sich daraus, wie leicht sich dieser Fortschritt in ähnlichen Gonanthen wie diejenigen von *Cordylophora* vollziehen und dadurch einen vollständigen Glockenkern oder was dasselbe ist, den Übergang zu athecaten Hydromedusen herstellen konnte.

---

[1] *Garveia nutans* hat vielleicht auch medusoide Gonanthen, doch sind die Angaben ALLMANS über ihren Bau (Nr. 3, S. 44, 294) ungenügend und ihre Entwicklung ganz unbekannt, so daß sich ein sicheres Urteil über sie nicht gewinnen läßt.

Freilich galt der Glockenkern dieser Medusen bisher für eine Bildung, die vom Scheitel der jungen Knospe etwa halbkugelig in den »Entodermkelch« einwächst, während das Innenectoderm von *Cordylophora* von allen Seiten interradial ins Innere eindringt. Nachdem ich aber gezeigt habe, daß in den Medusenknospen jener Becher gar nicht existiert und an seiner Stelle vielmehr getrennte Radialschläuche aufwachsen, die anfangs recht oft so weit auseinanderstehen, daß der Glockenkern das Außenectoderm mit seinen interradialen Kanten ebenso erreicht wie das Innenectoderm von *Cordylophora* (vgl. *Syncoryne*, *Bougainvillea*, *Tubularia*, *Dendroclava*), so ist der Unterschied zwischen den letzteren und dem Glockenkern der Medusenknospen nur noch ein untergeordneter. Indem die Schläuche phylogenetisch immer dichter zusammenrückten, drängten sie den Glockenkern an den Seiten der Glocke allmählich vollständig von dem Außenectoderm ab und beschränkten deren Zusammenhang auf den Scheitel.

Ferner gibt uns *Cordylophora* sehr deutliche Aufschlüsse über den Ursprung des Innenectoderms, das wie wir eben sahen, der unmittelbare Vorläufer des medusoiden Glockenkerns ist. Erstens entsteht es in den weiblichen Gonanthen oft in unmittelbarem Anschluß an die Eizellen (S. 99); und in den männlichen Gonanthen sind Samenzellen und Innenectoderm von Anfang an eine einheitliche Masse, in der die Samenzellen deshalb als das ursprüngliche, das Innenectoderm als das ihm sekundär angeschlossene Element zu gelten haben, weil gerade die ursprünglichsten Gonanthenformen der Athecata, nämlich diejenigen der ersten Kategorie (s. o.), um ihre Keimzellen überhaupt kein Innenectoderm entwickeln. Folglich muß man annehmen, daß es gerade so wie bei den Thecaphora allmählich unter dem Einfluß der Keimzellen entstand, und daß seine häufige Selbständigkeit in den weiblichen Gonanthen von *Cordylophora* einen sekundären Zustand darstellt. So lehrt uns also *Cordylophora* für die Athecata, was *Plumularia setacea* u. a. für die Thecaphora bezeugten, daß das Innenectoderm ursprünglich durch die Keimzellen hervorgerufen und erst allmählich selbständig wurde (vgl. S. 274).

Zweitens zeigen die männlichen Gonanthen von *Cordylophora* sehr klar die Kappenform der ersten Anlage des Innenectoderms, ehe es interradial in den Centralraum einwandert und so die Lage eines Glockenkerns einnimmt (S. 102, 110). Dieses ist ebenfalls eine vollkommene Parallele zu der Phylogenese des Glockenkerns bei den Thecaphora. — Auch bezüglich der Radialschläuche wiederholt sich diese Erscheinung der Parallele; denn in den männlichen Gonanthen von *Cordylophora* sahen wir sie in Zahl, Form und Lage ebenso variieren wie bei *Halecium*, *Campanularia flexuosa* und *Gonothyraea*, in den weiblichen Gonanthen dagegen bereits relativ fixiert wie bei *Campanularia verticillata*.

So vereinigen die Gonanthen von *Cordylophora lacustris* eine Anzahl von Erscheinungen, die teils den Ursprung ihrer Einzelteile, teils deren spätere Umbildung in Medusenteile genau in derselben Weise offenbaren, die wir bei den Thecaphora kennen lernten.

Die Gonanthen der zweiten Kategorie (*Hydractinia*, *Clava*) gleichen auffallend den Keimsäcken von *Sertularia* und den Geschlechtsknospen von *Gonothyraea* und sind auch ebenso zu beurteilen. Die Ähnlichkeit der apicalen, linsenförmigen Anlage ihres Innenectoderms mit derjenigen eines echten Glockenkerns ist eine rein äußerliche, da, wie ich noch eben auseinandersetzte, der Glockenkern der athecaten wie der thecaphoren Medusen nachweislich mit interradialen Kanten und Zipfeln entsteht und geradezu auf eine ursprünglich kappenförmige, den ganzen Entodermschlauch überziehende Anlage zurückgeführt werden muß. Auch die Spaltung des Innenectoderms von *Hydractinia* und *Clava* hat denselben Wert wie bei *Sertularia* und *Gonothyraea* (S. 275), woneben bei *Clava* noch die Außenzone als Homologon der Tentakelplatte von *Gonothyraea* hinzukommt. Die Gonanthen von *Pachycordyle weismanni* fasse ich sogar als eine vollkommene Wiederholung der Meconidien von *Gonothyraea* auf (S. 229)[1]. Die genetische Beziehung desselben Innenectoderms zu den Keimzellen tritt uns nur noch in den männlichen Gonanthen von *Clava* entgegen; sonst erscheint es ganz selbständig. Kurz — die Gonanthen von *Hydractinia* und *Clava* haben sich wie die angeführten Keimträger der Thecaphora einseitig weiter entwickelt und dadurch von der zu den Medusen führenden Stammreihe entfernt, sowie *Coryne pusilla* als vollkommenes Seitenstück zu *Sertularella* erst recht eine aberrante Form geworden ist. Es darf also nach aller Analogie geschlossen werden, daß den Gonanthen von *Cordylophora* solche vorausgingen, deren Innenectoderm in Anpassung an die Keimzellen entstand und in Ermangelung von Radialschläuchen eine einschichtige, kappenförmige Hülle des Entodermschlauchs blieb, wie etwa das Innenectoderm von *Plumularia setacea.*

---

[1] Ob *Cladocoryne floccosa* ebenfalls hierher gehört oder doch medusoide Gonanthen hat (Weismann, Nr. 70, S. 60), muß ich unentschieden lassen.

Daran reihen sich nun rückwärts die Gonanthen von *Corydendrium, Eudendrium, Dicoryne*[1] an, die außer den Keimzellen nur noch die beiden einfachen Körperschichten eines Hydranthen besitzen und am Anfang der progressiven Reihe der Geschlechtsindividuen der Athecata stehen. Infolge des Mangels von Mund und Tentakeln wiederholen sie aber nicht das Bild eines Hydranthen schlechtweg, sondern einer Hydranthenknospe; und die unbedeutenden Abweichungen von der letzteren lassen sich wohl bei allen drei oder vier Gattungen größtenteils auf den gegen das Entoderm oder das Ectoderm gerichteten Druck der Keimzellen zurückführen. — Ferner scheint es mir ganz evident zu sein, daß die Gonanthen von *Corydendrium* in der Tat nichts weiter sind als Hydranthenknospen, die durch die Einwanderung von Keimzellen in ihrer normalen Entwicklung zu vollständigen Hydranthen gehemmt wurden (S. 59). Folglich besitzen die Athecata noch Gonanthen, die nach ihrem Bau sich unmittelbar an die Hydranthen anschließen und die denkbar einfachste und älteste Ausgangsform der Medusenbildung in dieser Ordnung bewahrt haben.

Im Anschluß an das eben Gesagte soll hier noch die Frage diskutiert werden, worauf die erste Verwandlung von Hydranthen in jene ältesten Gonanthen zurückzuführen sei. — Geht man davon aus, daß *Hydra*[2], wie allgemein angenommen wird, den einfachsten und niedersten Typus der Hydropolypen darstellt, so ist es nicht schwer zu verstehen, wie daraus die stockbildenden Formen mit einer Arbeitsteilung der Hydranthen in sterile und keimbildende Individuen entstanden. Es wäre aber ein Trugschluß anzunehmen, daß mit dieser Arbeitsteilung sich ohne weiteres der bekannte Dimorphismus verband, indem die keimbildenden Hydranthen sich eben unter dem Einfluß der in ihnen sich vollziehenden Keimbildung oder Keimreife in jene einfachsten, mund- und tentakellosen Gonanthen verwandelten. Denn obgleich *Hydra* Keimzellen bis an die Tentakel hinauf, und *Clava* Eizellen außer im Stamm auch im ganzen Köpfchen entwickeln (S. 80), so führt dies doch nicht zu einer

---

[1] Wie gesagt, schließt sich *Heretocordyle* eng an *Dicoryne* an (S. 68).

[2] Von *Protohydra* sehe ich hier aus verschiedenen Gründen vorläufig ab.

Änderung ihrer Organisation; und oft bleiben auch die keimbildenden Hydranthen von *Podocoryne carnea* unverändert, während sie allerdings in der Regel sich in Blastostyle verwandeln (S. 6), was sich ja auch bei *Eudendrium* wiederholt (S. 63, 64). Dies heißt doch zweifellos, daß der Besitz von Keimzellen die Hydranthen teils gar nicht, teils nur in gewissen Fällen, also nur unter gewissen Bedingungen modifiziert; und dasselbe auf die ersten Gonanthen angewendet, würde heißen, daß bei ihnen diese Bedingungen stets vorhanden waren. Bei genauerem Hinsehen offenbaren sich aber die letzteren recht deutlich.

Den ersten Aufschluß gibt uns die schon beschriebene Gonanthen-Entwicklung von *Corydendrium* (S. 59). Der keimbildende Hydranth verändert sich nicht; von den an ihm hervorsprossenden Knospen werden diejenigen, die keine Keimzellen aufnehmen, ebenfalls Hydranthen, diejenigen Knospen aber, die bei ihrer Entstehung gleich Keimzellen mit aufnehmen, werden in ihrer Entwicklung zum Hydranthen gehemmt, und verwandeln sich so in Gonanthen. — Genau dasselbe konnte ich an den keimbildenden Hydranthen von *Podocoryne* feststellen: tritt die Keimbildung spät auf, dann bleibt der Hydranth unverändert, beginnt sie im jüngeren, noch nicht voll entwickelten Hydranthen, so erleidet er Hemmungen in der Mund- und Tentakelbildung und wird zum Blastostyl. Dasselbe beobachtete SEELIGER an den Gonanthenträgern von *Eudendrium* (S. 63). Mit andern Worten: fertige Hydranthen erleiden durch den Erwerb von Keimzellen keine Veränderung, unentwickelte Hydranthen oder Hydranthenknospen werden durch einen solchen Erwerb Blastostyle oder Gonanthen[1]. Die ersten Gonanthen entstanden also dadurch, daß die in den Hydranthen entwickelten Keimzellen in Hydranthenknospen einwanderten.

Die Ergebnisse der vergleichenden Entwicklungsgeschichte aller Geschlechtsindividuen der Hydropolypen lassen sich dahin zusammenfassen, daß bei den Athecata eine kontinuierliche phyletische Entwicklungsreihe von den Hydranthen an bis zu den Medusen, und bei den

---

[1] Auf den Einwand, daß gewisse höher differenzierte Keimträger sich ganz unabhängig von Keimzellen entwickeln, die sie teils überhaupt nicht erhalten (sterile Meconidien von *Gonothyraea*), teils erst später produzieren, kann ich hier nicht näher eingehen, sondern verweise nur auf die analoge Erscheinung, daß das Innenectoderm zuerst ebenfalls durch die Keimzellen hervorgerufen wird (*Cordylophora, Plumularia setacea* u. a.), später jedoch ganz selbständig auftritt (S. 274).

Thecaphora eine solche von den einfachen Gonanthen der *Plumularia setacea* bis zu den Medusen der Campanulariden rekonstruiert werden kann. — Es bleibt nun noch zu untersuchen übrig, wo und wie diese beiden Reihen zusammenhängen.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Athecata und der Thecaphora.

Über diese Beziehungen spricht sich Weismann nirgends zusammenfassend und eingehend aus; doch ergibt sich aus seiner gesamten Darstellung mit Notwendigkeit die Annahme eines ganz bestimmten Zusammenhangs aller Hydropolypen. — Die ältesten unter den jetzt lebenden dimorphen Hydropolypen sind nach Weismann die medusenerzeugenden Formen, von denen alle übrigen abstammen. Und da nur von einem einzigen Ursprunge der Hydromedusen aus Hydranthen gesprochen wird (S. 260), die Thecaphora aber gegenüber den Athecata schon wegen der Gonangienbildung die jüngere Gruppe darstellten (Nr. 70, S. 246), so wären die medusenerzeugenden Athecata die gemeinsame Ausgangsform aller Hydropolypen, nämlich erstens aller gonanthentragenden Athecata und zweitens aller Thecaphora.

Unmittelbar desselben Ursprungs wären ferner unter den Geschlechtsindividuen nur die Medusen beider Ordnungen, während die beiderlei sessilen Keimträger sich um so mehr voneinander entfernten, je weiter die angebliche Rückbildung ihres ursprünglichen Medusenbaues ging. Immerhin blieben diese Keimträger der Athecata und der Thecaphora als die Abkömmlinge gleicher Medusen und die beiderlei Blastostyle als Abkömmlinge gleicher steriler Hydranthen direkte Verwandte und in ihren Einzelheiten direkt homolog.

Diese unvermeidlichen Schlußfolgerungen der allgemeinen Ergebnisse Weismanns werden nun infolge meiner abweichenden Beobachtungen über die Entwicklung der Medusen und Keimträger gewissermaßen in ihr Gegenteil verwandelt. Halten wir uns zunächst nur an die Geschlechtsindividuen aller Hydropolypen, so sind die Medusen nicht die ältesten, sondern gerade die jüngsten Formen, und unter ihren Vorstufen sind wiederum die einfachsten Gonanthen (*Corydendrium* usw.) die ältesten Keimträger überhaupt. Die vergleichende Entwicklungsgeschichte aller dieser Geschlechtsindividuen lehrt aber ferner, daß die phyletische Entstehung der Medusen der Athecata und der Thecaphora in zwei getrennten Parallelreihen vor sich ging, so daß vor allem der verwandtschaftliche Zusammenhang beider Ordnungen geprüft werden muß, ehe man sich über die Verwandtschaft ihrer einzelnen Individualformen, der Medusen usw., verständigen kann.

I. In den beiden Ordnungen konnte eine im allgemeinen übereinstimmende Phylogenese der Medusen und ihrer Hauptbestandteile (Radialschläuche, Glockenkern) nachgewiesen werden (S. 280). Für die Athecata ließ sich die Stammreihe von den Medusen abwärts bis zu den Hydranthen konstruieren, für die Thecaphora nur bis zu ungeteilten, aber schon mit einem Innenectoderm versehenen Gonanthen (*Pl. setacea*). Damit ist nicht gesagt, daß die Thecaphora wirklich mit solchen Gonanthen begannen; denn nach der Analogie der Athecata können diesen Gonanthen noch einfachere Gonanthen ganz ohne Innenectoderm, also von der Grundform der Gonanthen von *Corydendryum* u. a., vorausgegangen sein, die aber nicht mehr existieren oder unbekannt geblieben sind. Diese Ungewißheit über die älteste Gonanthenform der Thecaphora veranlaßt nun gewisse weitere Erwägungen.

Aus der bezeichneten Übereinstimmung der beiden phyletischen Parallelreihen der Athecata und der Thecaphora darf geschlossen werden, daß sie gemeinsamen Ursprungs sind und erst zu einem bestimmten Zeitpunkt ihrer Stammesentwicklung auseinandergingen; und dieser Divergenzpunkt läßt sich nur durch die ältesten Formen beider Reihen nach ihrer Trennung bestimmen. Infolge der erwähnten Ungewißheit über die älteste Gonanthenform der Thecaphora sind jedoch zwei verschiedene Divergenzpunkte möglich.

1) Besaßen gewisse Thecaphora einst oder besitzen sie noch einfache Gonanthen ohne Innenectoderm, so zweigten sie sich von solchen Athecata ab, die gleiche Gonanthen erzeugten (*Corydendrium* u. a.), und das Innenectoderm entstand in jeder Ordnung getrennt für sich. 2) Soll anderseits die bisherige Beobachtung maßgebend sein, daß die Gonanthen von *Plumularia setacea* den einzig bekannten Anfang der Stammreihe der Thecaphora kennzeichnen, so trennten sich die letzteren von solchen Athecata, deren Gonanthen bereits ein Innenectoderm um den einfachen Entodermschlauch besaßen und es auf die in Bildung begriffene neue Gruppe vererbten, deren Unterscheidungsmerkmal zunächst nur in der Entstehung einer Deckenplatte und in der Umbildung des Periderms in eine Gonotheca bestand (S. 156, 157). Dies alles bedeutet aber weit mehr als bloß eine Verschiedenheit des Divergenzpunktes zweier im übrigen zweifellos verwandter Formreihen.

Nach der üblichen Auffassung rührt bei zwei divergierenden Formreihen alles Übereinstimmende von der gemeinsamen Stammform vor dem Beginn der Divergenz her, während nach diesem Zeitpunkt die zunehmende Verschiedenheit neu hinzukommt. Je nach dem Eintritt dieser Verschiedenheit und einer entsprechenden Abnahme der früheren Identität wird eben der Divergenzpunkt bestimmt. Bei den Hydropolypen liegt aber die Sache anders. Daß die Athecata und die Thecaphora von ihrem Divergenzpunkt an sich völlig getrennt weiter entwickelten, ist angesichts der Bildung der Gonangien und der Keimsäcke und Knospen der Gonanthen bei den Thecaphora völlig sicher; nicht weniger aber auch, daß sie nach der Trennung beiderseits völlig übereinstimmende, homologe Teile ganz neu erwarben, nämlich die Radialschläuche, eventuell (1) das Innenectoderm und deren ganze übereinstimmende Entwicklung bis zu den Medusen. Ein gemeinsamer Ursprung bestände also unter Umständen nur für die allereinfachste Gonanthenform; und für alles übrige, einschließlich die Medusen entstände die Frage, ob ihre Homologien, die auf einen gemeinsamen Ursprung der Teile anscheinend nicht zurückgeführt werden können, dennoch als echte Homologien im Sinne einer gemeinsamen Abstammung gelten könnten.

Beginnen wir die Untersuchung mit dem Innenectoderm unter der Annahme, die ich für die wahrscheinlichere halte, daß es in jeder der beiden Ordnungen nach ihrer Trennung, also selbständig entsprang (1), und zwar an Gonanthen, die gemeinsamen Ursprungs und gleicherweise nach dem Typus einfacher Hydranthenknospen gebaut waren. Nach den vorliegenden Beobachtungen wurde die Entstehung des Innenectoderms in beiden Ordnungen durch die in jene Gonanthen einwandernden Eizellen veranlaßt, natürlich unter Mitbeteiligung noch andrer nicht kenntlicher Momente, die jedoch, nach dem gleichen Erfolge zu schließen, beiderseits ebenfalls die gleichen sein mußten. Die beiderlei Innenectoderme erscheinen also in diesem Fall ontogenetisch durchaus homolog und dennoch in beiden Ordnungen getrennten Ursprungs.

Das Trennende bestand aber, wie vorhin bemerkt, bloß in der Gonangienbildung der Thecaphora (Gonotheca, Deckenplatte), die mit der Bildung des Innenectoderms selbstverständlich in keinem Kausalzusammenhange stehen konnte, da sie ja den Athecata fehlt, wo ein gleiches Innenectoderm entstand. Sie war also dabei ganz gleichgültig. Man kann sich daher diese Gonangienbildung bis nach der Entwicklung des Innenectoderms verschoben denken, ohne daß sich an der letzteren irgend etwas verändert hätte. Dann läge aber schon der zweite vorgesehene Fall vor, daß das Innenectoderm vor der Trennung beider Ordnungen entstand und daher von einer gemeinsamen Stammform aus auf die erst später abzweigende neue Gruppe vererbt wurde. Und dieser Übergang vom ersten zum zweiten Fall, von dem »zweifachen« zum »gemeinsamen« Ursprung des Innenectoderms wäre nach unsrer Annahme durch eine Veränderung bedingt, die mit der ersten Entstehung des Innenectoderms wie gesagt gar nichts zu tun hat und an ihr nichts ändert. Warum soll nun diese Entstehung in beiden Fällen trotzdem für eine verschiedene gelten?

Die Erklärung dieses Widerspruchs liegt darin, daß man in der Regel geneigt ist, sich nur an die äußere Erscheinung, an die sichtbaren Zustände zu halten, daraus allein die Schlüsse über Gleich und Ungleich zu ziehen, während in der ganzen vergleichenden Entwicklungsgeschichte das Maßgebende nicht sowohl die Zustände und Erscheinungen, sondern die ihnen zugrunde liegenden Vorgänge und deren Kausalzusammenhänge sind, auch wenn sie sich nicht unmittelbar greifbar offenbaren. Daher braucht die genetische Übereinstimmung und Homologie zweier Körperteile sich nicht bloß auf deren sichtbare Erscheinung zu beschränken, sondern kann und muß gegebenenfalls auf deren phyletische Vorstufen zurückgreifen. Die Entstehung des Innenectoderms hängt nun von Formbedingungen ab (Form und Zusammensetzung des Gonanthen, einwandernde Keimzellen u. a.), die schon in der gemeinsamen Stammform vorlagen und in gleicher Weise sich weiter entwickelnd in den unterdessen getrennten beiden Ordnungen zum gleichen Erfolge führten. Folglich gehört der Ursachenkomplex dieser Bildung der gemeinsamen Stammform an und begründet so die fragliche Homologie auch phylogenetisch. Das Innenectoderm der Athecata und der Thecaphora ist vollkommen homolog, ob es getrennten oder gemeinsamen Ursprungs erscheint.

Nun könnte diese Erläuterung für den gerade vorliegenden Zweck etwas zu umständlich erscheinen; sie soll aber ferner noch eine Reihe andrer ähnlicher Schlüsse begründen. Denn mit der ersten Entstehung des Innenectoderms ist die Homologie seiner weiteren Entwicklungsstufen bis zur Herstellung des Glockenkerns, die doch in beiden Ordnungen erst recht getrennt auftraten, nicht ohne weiteres erklärt. Diese Entwicklung divergierte, wie wir sahen (S. 277, 280), in beiden Ordnungen in verschiedenen Richtungen; doch können sie größtenteils unberücksichtigt bleiben, da wir nur die zu den Medusen führende Stammreihe im Auge zu behalten haben. Dann aber erscheinen die Metamorphosen des Innenectoderms ziemlich einfach. Nach seiner ersten Anlage eine kappenförmige Außenhülle der Gonaden und des Entoderms, wird es durch das Auftreten der Radialschläuche passiv in die Lage eines

Glockenkerns gebracht und unter dem Einfluß der Gonaden ausgehöhlt, wodurch der Glockenkern gegeben ist. In beiden Ordnungen sind diese Ursachen der späteren Metamorphose des Innenectoderms dieselben, und es fragt sich nun, ob sie ebenso wie die Ursachen seines Ursprungs auf eine tatsächlich gemeinsame Quelle zurückgeführt werden können.

Daß die Gonaden wenigstens der Campanulariden teils bei ihrer interradialen Einwanderung ins Innere und teils bei ihrer radialen Anordnung längs der Radialschläuche von diesen abhängig sind, liegt auf der Hand. Es kommt daher schließlich alles auf den Ursprung dieser Schläuche an. Ihre Homologie in den einzelnen Formen habe ich bereits eingehend begründet; aber auch darüber hinaus konnte ich die sie unmittelbar veranlassenden Bildungen, die Täniolen der Geschlechtsindividuen, bis auf die Täniolen der Hydranthen aller Hydropolypen zurückführen, so daß also die Hauptursachen für die Entstehung der Radialschläuche bereits in der gemeinsamen Stammform der Athecata und Thecaphora nachweisbar sind.

Damit ist aber der gesuchte Beweis für die vollkommene Homologie der Grundlagen der Medusenbildung in beiden Ordnungen erbracht. Die Homologie der Radialschläuche und des Glockenkerns aller Hydromedusen läßt sich nicht nur aus ihrer individuellen Entwicklungsgeschichte erschließen, sondern auch durch den nachweisbaren gemeinsamen Ursprung jener Teile unmittelbar begründen. Obgleich also die Medusen der Athecata und der Thecaphora die Endpunkte zweier tatsächlich getrennter Entwicklungsreihen sind, bleiben sie oder alle Hydromedusen einander vollkommen homolog.

II. Es bleibt aber noch ein Punkt in den Verwandtschaftsverhältnissen der Hydromedusen aufzuklären übrig. Es scheint ja eine unausgesprochene Voraussetzung der voranstehenden Schlußfolgerungen zu sein, daß die Geschlechtsindividuen in den beiden Parallelreihen der Hydropolypen dauernd die gleichen Individuen blieben, d. h. daß überall die ursprünglichen Gonanthen sich allmählich in Medusen verwandelten. Dies trifft allerdings für die Athecata zu, nicht jedoch für die Thecaphora. Deren Gonanthen blieben nur im ersten Anfang die wirklichen Geschlechtsindividuen (*Plumularia setacea, Diphasia*); eine wesentliche Änderung trat dagegen mit der Abschnürung des Keimsacks ein, der allmählich die Rolle des Gonanthen übernahm und sich zuletzt in eine völlig selbständige Knospe des Gonanthen verwandelte. Es vollzog sich dabei jener schon erörterte Wechsel in der Individualität der Keimträger (S. 270), auf Grund dessen die besprochenen Homologien aller Keimträger zweifelhaft erscheinen könnten.

Natürlich wird durch jenen Wechsel die Verwandtschaft der Keimträger und Medusen beider Ordnungen in dem Sinn ihres gemeinsamen Ursprungs überhaupt nicht in Frage gestellt; anders steht es aber mit dem Begriff der Verwandtschaft in dem engeren und gewöhnlichen Sinn einer verwandtschaftlichen Übereinstimmung der Einzelteile der verglichenen Tiere oder eben ihrer Homologien. Wie wenig sich diese beiden Begriffe, Verwandtschaft und Homologie, ohne weiteres decken, sahen wir beim Vergleich der Hydranthen und der Medusen, deren enge Verwandtschaft schon dadurch offenkundig ist, daß die Medusen der Athecata unmittelbar aus den Hydranthen hervorknospen, während die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung beweist, daß ihre bisher allgemein angenommenen Homologien auf einer Täuschung beruhen und lediglich Homoidien sind (S. 266). Es vernotwendigt sich also schon eine Untersuchung, inwiefern die Medusen der Athecata, die ja bloß die metamorphosierten früheren Gonanthen sind, und die Medusen der Thecaphora, die erst aus Knospen der Gonanthen hervorgehen, dennoch aus homologen Teilen bestehen.

Bei den älteren Thecaphora (Plumulariden, Sertulariden, Halecium) entwickeln sich die grundlegenden Teile des Medusenbaues, das Innenectoderm und die Täniolen, noch wie früher im Gonanthen selbst und werden durch die Abschnürung des Keimsacks direkt auf diesen übertragen, so daß also auch die Homologien die alten bleiben. Bei den Campanulariden entstehen jedoch jene Anlagen nicht mehr im Gonanthen, sondern erst in den von ihm erzeugten neuen Individuen, den Knospen. Dieser Gegensatz zu den älteren Thecaphora ist aber doch eigentlich nur scheinbar; denn indem die Keimsäcke sich durch ihre immer früher beginnende Abschnürung in Knospen verwandelten (S. 178, 180, 208), wurde jene Übertragung nicht plötzlich aufgehoben, sondern zeitlich so verschoben, daß statt der fertigen Anlagen nur ihre Bildungsursachen aus dem Gonanthen in die Knospen übergingen. Es ist dies eine analoge Erscheinung wie die erörterte wechselnde Entstehung des Innenectoderms, das anfangs unmittelbar durch die Keimzellen hervorgerufen wird, später aber ganz selbständig auftritt (S. 274). Erscheint in diesem Fall die Kontinuität der Vererbung nicht zweifelhaft, so kann sie es auch hinsichtlich des Innenectoderms und der Radialschläuche der Keimsäcke und Knospen der thecaphoren Gonanthen nicht sein.

Ist aber auf diese Weise der direkte Zusammenhang zwischen den zur Medusenbildung hinführenden Organanlagen der Knospen, der gestielten Keimsäcke und der ungeteilten Gonanthen der Thecaphora dargetan, so ist jeder aus der merkwürdig divergierenden Entwicklung der Athecata und der Thecaphora entnommene Einwand gegen die speziellen Homologien ihrer Medusen beseitigt. — Der fragliche Wechsel der Geschlechtsindividuen in der Phylogenie der thecaphoren Medusen ändert nichts an der vollen Homologie aller Hauptteile dieser Medusen und derjenigen der Athecata.

Ich habe die Narco- und Trachomedusen weder selbst untersucht, noch beabsichtige ich, auf ihre bereits mehrfach behandelte Entwicklungsgeschichte (METSCHNIKOFF, Nr. 56, 57, BROOKS, Nr. 9, MAAS, Nr. 53) näher einzugehen; ich kann aber nicht umhin, diese wenigstens so weit zu streifen, als sie die Untersuchungen über die Stammesgeschichte der Hydromedusen ganz offenbar beeinflußt hat.

Die Narco- und die Trachomedusen oder die Trachylinen (HAECKEL, Nr. 35, S. 233)[1] unterscheiden sich von den Hydromedusen vor allem dadurch, daß sie sich ohne Vermittlung einer Hydranthengeneration direkt aus Eiern entwickeln, wobei, wie CHUN zuerst hervorhob (Nr. 12, S. 244), ein Glockenkern nicht vorkommt. Ihre Embryonen gehen in Larven über, die äußerlich zwei verschiedene Typen darstellen, im Grunde genommen aber doch wesentlich übereinstimmen. Zum ersten Typus gehören die hydranthenähnlichen Larven von *Aeginata*, *Solmundella*, *Cunoctantha octonaria*, *C. parasitica*, *Aglaura*, zum andern, blasenförmigen Typus die Larven von *Geryonia*, *Liriope*, *Cunina proboscidea* (METSCHNIKOFF, BROOKS, WOLTERECK). Die erste Larvenform stimmt mehr oder weniger vollkommen mit der Actinula der Tubularien überein und verwandelt sich so unmittelbar in die fertige Meduse, daß über die Homologien der polypoiden Larven und der medusoiden Endform und über die direkte Abstammung der Trachylinen von irgendwelchen Hydranthen gar kein Zweifel herrschen kann. Das Hypostom der Trachylinen-Larve geht in die Subumbrella der Meduse über und ihr Schirm wächst aus dem Peristomrande der Larve hervor, wobei der weit hervorgezogene Kranzdarm, wie es scheint, tatsächlich durch radiale Verlötungen seiner Entodermwände in Taschen oder Kanäle und Entodermlamellen verwandelt wird.

---

[1] Es ist hier natürlich nicht der Ort, die von MAAS (Nr. 54) angebahnte neue Systematik der Trachylinen zu berücksichtigen.

Wesentlich ebenso verläuft die spätere Entwicklung des zweiten Larventypus, und nur die frühzeitige Aufblähung der jungen Larven verdeckt dort, wie schon Brooks bemerkte (Nr. 9, S. 379), die Actinulaform. Nimmt man dazu, daß die beiden Larventypen regellos unter die Narco- und die Trachomedusen verteilt sind (s. o.), so folgt daraus, daß die sämtlichen Trachylinen durch eine mehr äußerliche als tief eindringende Verwandlung unmittelbar aus ungestielten, freien Hydranthen hervorgegangen sind.

Gegenüber diesem klaren Ergebnis war eine ähnliche Ableitung der Hydromedusen von Hydranthen, die sich nur auf die anatomische Übereinstimmung beider Formen stützte, immerhin unsicher; da sich aber bei den Trachylinen dieselbe anatomische Übereinstimmung mit einer ebenso vollständigen genetischen Übereinstimmung verband, erschien es möglich, die fragliche Phylogenese der Hydromedusen im Sinne der völlig gesicherten Phylogenese der Trachylinen zu deuten und so alle craspedoten Medusen in nahe Verbindung zu bringen. Denn daß in der Entwicklung der Trachylinen der Glockenkern der Hydromedusen fehlt, konnte jene Deutung damals nicht beeinträchtigen; galt doch jener Glockenkern nur als eine cänogenetische Abänderung des hypostomalen Ectoderms (S. 261), das bei den Hydromedusen ebenso wie bei den Trachylinen das Subumbrellarepithel und den Überzug des Manubrium herstellen sollte.

Böhm war meines Wissens der Erste, der bei einer solchen phyletischen Verbindung aller Craspedota von der nächsten Vorfahrenform der Trachylinen ausging, deren Abbild er in der frei schwimmenden Actinula der Tubularien erblickte (Nr. 7, S. 153—163). Aus der so erschlossenen »Actinaea« sollten die Trachylinen unmittelbar, die Hydromedusen erst nach dem Festsetzen der Stammform und nach ihrer Verwandlung in Hydropolypen entstanden sein, indem ein Teil der Knospenindividuen sessil blieb und zu Hydranthen wurde, der andre Teil dagegen sich ständig ablöste und zum Zustande der Actinaea zurückkehrte, um erst allmählich in Hydromedusen überzugehen. Dieser Auffassung schloß sich später Brooks an (Nr. 9, S. 404 ff.), neuerdings auch Woltereck (Nr. 72, S. 109—112) mit der Maßgabe, daß die Hydromedusen aus dem Haftorgan der Actinula-artigen Stammform hervorgingen und als »Glockenkernmedusen« von den Trachylinen immerhin verschieden seien. Daß er trotzdem an einem nahen Zusammenhang beider festhielt, geht schon daraus hervor, daß er die Siphonophoren mit ihren Glockenkernmedusen aus Narcomedusen hervorgehen ließ.

Also auch bei diesem stammesgeschichtlichen Versuch gab nach wie vor die anatomische Übereinstimmung der verglichenen Formen nebst ihren angeblichen Homologien den Ausschlag. Auf Grund der hier vorgetragenen vergleichenden Entwicklungsgeschichte erweist sich aber die Homologisierung des Baues aller craspedoten Medusen als verfehlt. Die Hydromedusen entstehen nach meinen Untersuchungen überhaupt nicht unmittelbar aus irgendeiner Hydranthenform, sondern am Ende einer langen Reihe von Keimträgern, wobei die angeblichen Homologa des Hypostomepithels (Glockenkern) und des Peristomrandes (Glocke) sich als vollkommene Neubildungen und ohne jede Beziehung zu jenen polypoiden Teilen entwickeln. Infolge dessen ist auch die Hypothese, daß die Hydropolypen aus einer pelagischen Actinula hervorgingen, für die Stammesgeschichte der Hydromedusen ganz wertlos und überflüssig.

Die Trachylinen als unmittelbar modifizierte Hydranthen (Actinula) und die Hydromedusen als allmählich entwickelte Neubildungen der Hydropolypenstöcke sind *nicht homolog*, sondern *nur homoid* gebildete, divergente Ausläufer des Hydropolypenstammes[1]. Wo die Actinula-artige Urform der Trachylinen an jenen Stamm anzuknüpfen ist, ist eine mehr untergeordnete und hier nicht weiter zu erörternde Frage. Dagegen kann es nicht unerwähnt bleiben, daß infolge jener Trennung der Trachylinen und Hydromedusen auch die schon berührte Frage nach dem Ursprung der Siphonophoren von neuem eine bestimmte Richtung erhält.

Wenn die Schwimmglocken und die Geschlechtsmedusen dieser Hydrozoengruppe sich entwicklungsgeschichtlich auf die Medusen der Hydropolypen zurückführen lassen, wie es nach den Untersuchungen Weismanns sehr wahrscheinlich ist, so können die Siphonophoren unmöglich von den heterogenen Narcomedusen abstammen, sondern eben nur von medusenerzeugenden Hydropolypen. Früher, als pelagisch lebende Hydropolypenstöcke noch unbekannt waren, erwuchs daraus eine unverkennbare Schwierigkeit für jene direkte Ableitung der Siphonophoren; heute kennen wir dagegen bereits zwei derartige Formen, *Margelopsis* (Hartlaub, Nr. 43) und *Pelagohydra* (Dendy, Nr. 19), jede mit einem Haupthydranthen und anhängenden Geschlechtsmedusen,

---

[1] Maas hat bereits die »Vermutung« ausgesprochen, »daß die Beziehungen der Narcomedusen zu den übrigen Craspedoten weniger nahe sind, als bisher angenommen, und dieselben, wenn auch untereinander näher verwandt als mit den Acalephen, doch unter sich nur an der Wurzel zusammenhängen« (Nr. 53, S. 297).

Pelagohydra sogar mit einem blasenförmigen Schwimmapparat, so daß jede Veranlassung fehlt, nach grundsätzlich andern Vorstufen der Siphonophoren zu suchen.

3. Die Hypothese von der Keimstätte-Verschiebung.

WEISMANN hat seine Ansicht von der Keimstätte-Verschiebung bei den Hydropolypen ausdrücklich als eine Hypothese zur Erklärung der merkwürdigen Tatsache aufgestellt, daß die Lage der Keimstätte (Keimzone) in sehr weiten Grenzen schwankt (Nr. 70, S. 225 flg.). — Wie schon erwähnt (S. 28, 29), ging die Hypothese davon aus, daß die ältesten unter den bekannten Geschlechtsindividuen der Hydropolypen deren Medusen seien, von denen alle übrigen Geschlechtsindividuen abstammten, indem sie sessil wurden und dabei den Medusenbau mehr und mehr bis zur vollen Unkenntlichkeit zurückbildeten. Dieser regressiven Metamorphose sollte nun eine phyletische Verschiebung der Keimstätte parallel gehen (a. a. O. S. 227). Bei den Hydromedusen falle die Keimstätte mit der Reifungsstätte im Ectoderm des Manubrium oder des radialen Subumbrellarepithels zusammen (a. a. O. S. 228, 237); mit der Rückbildung der Medusen hätte nun eine centripetale Verschiebung der Keimstätte begonnen, während die Reifungsstätte stationär blieb, so daß die Keimzellen der verschobenen Keimstätte stets zu jener Reifungsstätte zurückwanderten (a. a. O. S. 229, 240—244).

Dies ist der Kern der WEISMANNschen Hypothese der Keimstätte-Verschiebung, die freilich in der unmittelbaren Beobachtung so vielen Widersprüchen begegnete, daß der »allgemeine Teil« des WEISMANNschen Werkes, der der besonderen Begründung jener Hypothese gewidmet ist, wesentlich mit den zahlreichen Erklärungen jener Unstimmigkeiten ausgefüllt ist. Eine Kritik aller dieser einzelnen, vielfach hypothetischen Erklärungen ist jedoch entbehrlich; denn das Schicksal der ganzen Hypothese ist schon entschieden, nachdem ihre erste notwendige Voraussetzung, daß die sessilen Keimträger von den Medusen abstammten, hinfällig geworden ist (S. 269, 278). Eine Keimstätte-Verschiebung in WEISMANNS Sinne, wonach die Keimstätte der Hydropolypen sich ursprünglich im Ectoderm des Manubrium der Medusen befand und von dort aus in dem Maße centripetal zurückrückte, als die Medusen sich zu sessilen Keimträgern zurückbildeten, existiert einfach nicht, weil die Stammesentwicklung tatsächlich umgekehrt von den einfachsten Keimträgern zu den Medusen hin verlief.

Trotzdem sehe ich mich veranlaßt, auf die fragliche Hypothese näher einzugehen, weil ein Wechsel der Keimstätte überhaupt bei den Hydropolypen zweifellos besteht, und weil WEISMANN zur Begründung seiner Hypothese gewisse allgemeine »Schlüsse aus den Tatsachen« heranzieht, die zu bedeutsam sind, um nicht eingehend geprüft zu werden. Dazu gehören vor allem 1) die Determination der Keimzellen, 2) ihre Entstehung und 3) ihre Rückwanderung zur Reifungsstätte.

Determination der Keimzellen. WEISMANN beginnt seine allgemeinen Schlußfolgerungen mit der Feststellung, daß die Keimstätte der Hydropolypen für jede Art nicht nur bestimmt sei, also nirgends zwischen Ectoderm und Entoderm wechsele, sondern auch stets genau lokalisiert, auf eine »Keimzone« beschränkt sei, die sich niemals auch nur über das ganze Individuum, sei es Hydranth (Blastostyl) oder Geschlechtsindividuum, ausbreite (Nr. 70, S. 226, 279, 282). Nehme man die Tatsache hinzu, daß die Geschlechtszellen nur aus jugendlichen, kurz vorher durch Teilung entstandenen Gewebszellen hervorgehen, so folge daraus, »daß es bestimmte, im voraus determinierte Zellengenerationen sind, welche die Umwandlung eingehen« (a. a. O. und S. 288).

Von diesen Tatsachen, aus denen die Determination der Keimzellen ohne weiteres hervorgehen soll, kann ich aber keine einzige bestätigen. Die Behauptung, daß die Keimzellen nur aus jugendlichen, nicht differenzierten Zellen entstehen, ist durch meine zahlreichen Beobachtungen über die wirkliche Entstehung männlicher und weiblicher Keimzellen (vgl. *Corydendrium, Clava, Sertularia, Gonothyraea, Obelia geniculata*) widerlegt. Denn jene Entstehung beginnt in der Regel innerhalb einer noch ungeteilten Epithelzelle des Stammes oder andrer Stellen des Stockes, bei der genannten *Obelia* sogar an ganzen Epithelzellen erwachsener Medusen, so daß von undifferenzierten »Urkeimzellen« gar nicht die Rede sein kann (vgl. S. 60). Und bezüglich der Beschränkung der Keimzone verweise ich auf meine Beobachtungen, die eine recht häufige und bisweilen auch ansehnliche Ausdehnung der Keimzone über das von WEISMANN angegebene Maß hinaus bezeugen (*Pennaria, Dicoryne, Hydractinia, Clava, Coryne, Sertularella, Campanularia flexuosa, Gonothyraea, Obelia longissima*, S. 48, 68, 71, 80, 96, 139, 208, 223, 237)[1]. Wollte man aber alle diese Befunde als Ausnahmen bezeichnen, so wäre damit nichts gewonnen; denn unter allen Umständen widersprächen sie der Gemeingültigkeit und somit einer grundsätzlichen Bedeutung der ganz bestimmt fixierten Keimzone.

---

[1] WEISMANN selbst fand, daß die Keimzellen von *Plumularia echinulata* nur anfangs im Polypenstamm, später jedoch im Gonanthen (Blastostyl) entständen (Nr. 70 S. 180, 183).

Ja, nicht einmal die Keimstätte ist für jede Hydropolypen-Art fixiert. Denn erstens ist sie nicht selten in den beiden Geschlechtern derselben Art verschieden (vgl. *Clava, Campanularia flexuosa, calyculata*), und zweitens kann sie sogar in demselben Geschlechtsindividuum auf beide Körperschichten verteilt sein, wie ich es an der männlichen *Gonothyraea loveni* direkt beobachtete (S. 224) und für *Clava* und *Obelia* auf Grund eigner und fremder Befunde für wahrscheinlich halten muß (S. 82, 245).

So erweisen sich alle Tatsachen, auf die die fragliche Determination sich stützen sollte, als irrig, und damit wird auch die aus ihnen gezogene Schlußfolgerung hinfällig. Die Keimzellen der Hydropolypen sind ganz bestimmt nicht determiniert, sondern können an recht verschiedenen Stellen des Stockes aus differenzierten Zellen, sei es des Ectoderms oder des Entoderms entstehen.

Ursprung der Keimzellen. Nach Weismann fällt die Ursprungsstätte mit der Keimstätte, d. h. derjenigen Körperschicht des Stockes, in der sich die differenzierten Keimzellen zuerst kenntlich zeigen, nur dann zusammen, wenn die Keimstätte das Ectoderm ist; falls die letztere sich im Entoderm befindet, müsse angenommen werden, daß die an sich nicht kenntlichen Urkeimzellen aus dem Ectoderm in das Entoderm eingewandert seien, um sich erst dort zu differenzieren und kenntlich zu werden. Ein entodermaler Ursprung der Keimzellen ist daher nach Weismann ausgeschlossen (vgl. S. 113, 114). Als Hauptgründe für diese Annahme nennt Weismann erstens seine Erfahrung, daß »ein bestimmter Nachweis entodermaler Abkunft der Keimzellen nicht erbracht werden konnte« (Nr. 70, S. 237, 289), und zweitens die Unmöglichkeit, daß die Keimstätte aus einer Körperschicht in die andre übergegangen sein könne (a. a. O. S. 289).

Der erste Grund wird aber dadurch hinfällig, daß ich den vermißten Nachweis in mehreren Hydropolypen-Arten in unzweideutiger Weise geliefert habe, und zwar teilweise genau so, wie es Weismann für einen solchen Nachweis verlangte. »Wenn die Eizellen entodermaler Abstammung wären, so müßten sie aus Querteilungen von gewöhnlichen Epithelzellen hervorgehen, welche so erfolgten, daß die der Leibeshöhle zugewandte, distale Hälfte Epithelzelle bliebe, die basale Hälfte aber zur Keimzelle würde« (a. a. O. S. 237). Einen solchen Vorgang habe ich nun in der Tat bei den weiblichen *Corydendrium, Clava, Sertularia* und den männlichen *Gonothyraea* vollständig beobachtet, weniger vollkommen aber noch genügend deutlich bei *Coryne* ♀, *Hydractinia* ♂, *Sertularella* ♀, *Obelia longissima* ♀ (S. 59, 71, 80, 96, 113, 139, 221, 237); ferner sah ich die Eizellen von *Obelia geniculata* aus ganzen Epithelzellen hervorgehen, und konnte den entodermalen Ursprung der Samenzellen von *Coryne* und *Sertularella* wenigstens indirekt konstatieren (S. 93, 138, 243).

Infolge dieser Feststellung fehlt aber jede Veranlassung, in denjenigen andern Fällen, wo die Keimbildung allerdings noch nicht verfolgt, aber doch eine entodermale Keimstätte nachgewiesen ist (*Diphasia*, Plumularidae, *Halecium*, *Campanularia*), noch die Möglichkeit zu erwägen, daß die im Entoderm sich differenzierenden Keimzellen als Urkeimzellen aus dem Ectoderm eingewandert seien[1]. Denn eine solche Hypothese war nur so lange berechtigt, als man die eben besprochene entodermale Keimbildung überhaupt noch nicht kannte und daher einen einheitlichen, ectodermalen Ursprung aller Keimzellen der Hydropolypen wenigstens vermuten durfte. Die unmittelbare Beobachtung lehrt nun aber, daß sie ebensowohl im Entoderm wie im Ectoderm entstehen können. Denn da ein ectodermaler Ursprung von Keimzellen überhaupt nie bezweifelt worden ist, habe ich es unterlassen, meine bezüglichen Beobachtungen (vgl. namentlich *Podocoryne*, *Dendroclava*, *Dicoryne*, *Clava* ♂, *Cordylophora*, *Campanularia flexuosa* ♂ und *C. calyculata* ♂) hier noch einmal besonders zu erläutern.

Damit erledigt sich aber auch schon der zweite, gegen den entodermalen Ursprung von Keimzellen angeführte Grund Weismanns; denn sobald einmal eine unzweideutige Tatsache vorliegt, ist es zwecklos zu untersuchen, ob sie vorher mit Recht oder mit Unrecht »unmöglich« erschien. Es sei daher nur der Vollständigkeit halber erwähnt, worin nach Weismann die erwähnte Unmöglichkeit bestehen soll. »Aus allen hier mitgeteilten Daten geht hervor, daß die Keimstätte bei allen heutigen Arten etwas durchaus fest Lokalisiertes ist, und was heißt dies anders, als daß bestimmte Zellgenerationen allein die Fähigkeit besitzen, Geschlechtszellen hervorzubringen, daß somit ein strenges Vererbungsgesetz hier herrscht und nichts weniger als Willkür und Zufall? Wie sollten aber unter solchen Umständen Entodermzellen einer Gonophorenknospe die vererbten Anlagen von Ectodermzellen dieser Knospe übernehmen können?« »Wie und wodurch sollte es nun möglich werden, daß plötzlich die Entodermzelle sich zur Geschlechtszelle differenzierte, wie es bisher die Ectodermzelle getan hatte? Es ist nicht zuviel gesagt, wenn man etwas Derartiges geradezu als unmöglich bezeichnet. Wenn also im Entoderm der betreffenden Gonophorenknospe Zellen die Eigenschaft zeigen, sich zu Keimzellen zu differenzieren, so ist der Schluß unabweislich, daß sie vom Ectoderm aus eingewandert sein müssen, mag dies durch Beobachtung bestätigt werden können, oder nicht« (Nr. 70, S. 288, 289).

---

[1] Nur bei *Podocoryne carnea* habe ich ectodermale, aber bereits differenzierte Keimzellen ins Entoderm übertreten sehen; und für *Eudendrium* darf derselbe Vorgang angenommen werden (S. 21, 63).

Ich halte diese Deduktion schon an sich nicht für so zwingend, daß sie der bestätigenden Beobachtung entraten könnte; und wenn dabei die besprochene angebliche Determination der Keimzellen die Hauptrolle spielt, die nur aus ungenügend gestützten und unschwer zu widerlegenden Annahmen gefolgert wurde, so ist es offenbar, daß alle diese nunmehr hinfälligen Erwägungen hätten vermieden werden können, wenn der Beobachtung mehr Gewicht und der Vortritt vor der Spekulation eingeräumt wäre. — Nachdem die unmittelbare Beobachtung gezeigt hat, daß die Keimzellen der Hydropolypen ohne sichtbare Regel bald im Ectoderm, bald im Entoderm entstehen, ist die hypothetische Annahme einer Einwanderung von ectodermalen Keimzellen in das Entoderm unbegründet und überflüssig.

Wanderung der Keimzellen. Daß die Keimzellen bei vielen Hydropolypen entfernt von ihrer Reifungsstätte entstehen und daher diese nur durch eine Wanderung erreichen können, war schon manchen älteren Beobachtern bekannt (Schulze, van Beneden, Fraipont, Goette, Kleinenberg, de Varenne). Das Neue in Weismanns Hypothese war, daß die Keimstätten anfangs mit den Reifungsstätten zusammenfielen, und sich erst durch phyletische centripetale Verschiebung von diesen entfernt hätten, so daß die Keimzellen ihr Ziel nur durch eine wesentlich aktive und durch einen ihnen innewohnenden Instinkt dirigierte Rückwanderung erreichen könnten. Nun bin ich aber schon bei der Untersuchung von *Podocoryne* zu dem Ergebnis gekommen, daß die Wanderung wesentlich passiv vor sich gehe, und daß, wenn auch gelegentlich eine aktive Bewegung der Keimzellen hinzukomme, ihr die bestimmte Direktion durch die umgebenden Teile (Formbedingungen) vorgeschrieben werde. Im weiteren Verlauf meiner Untersuchungen habe ich dies für *Corydendrium, Dicoryne, Hydractinia, Cordylophora, Gonothyraea* und *Obelia* bestätigen können, woraus sich schon in recht umfassendem Maße Argumente gegen die Annahme des fraglichen Instinkts ergaben.

Es haben sich aber noch andre Tatsachen hinzugefunden, die mit jenem hypothetischen Instinkt unvereinbar sind, vor allem das so häufige vorkommende Fehlgehen und Zurückbleiben der Keimzellen (vgl. *Podocoryne* S. 26, *Pennaria* S. 48, *Eudendrium* S. 63, *Clava* S. 80, 82, *Sertularia* S. 120, *Aglaophenia* S. 160, *Campanularia flexuosa* S. 206, *C. verticillata* S. 182, *C. calyculata* S. 201, *Eucopella* S. 195, *Gonothyraea* S. 212), namentlich wenn es wie bei *Aglaophenia* ganz regelmäßig und massenhaft erfolgt[1]. — Ferner wird der die Keimzellen dirigierende Instinkt dadurch diskreditiert, daß sie das ihnen angeblich gesteckte Ziel, nämlich die Einbettung ins Ectoderm normalerweise oft gar nicht erreichen, indem sie im Entoderm bleiben (*Corydendrium* S. 61, *Eudendrium* S. 64, *Clava* S. 86, *Coryne* S. 92, *Sertularella* S. 142, *Campanularia flexuosa* S. 206, *Obelia* S. 238), oder doch nur wieder auf ganz passivem Wege ins Ectoderm gelangen (*Hydractinia* S. 73, 75, *Sertularia* S. 117, *Diphasia* S. 130, *Plumularia* S. 146, 151, *Aglaophenia* S. 165, *Halecium* S. 173, *Gonothyraea* S. 214, 222).

Und zwar ist dies um so bemerkenswerter, als nach WEISMANN, der nur für *Corydendrium* und *Sertularella* ein Zurückbleiben der Keimzellen im Entoderm zugesteht, die allgemeine Rückwanderung der entodermalen Keimzellen ins Ectoderm des Manubrium oder eines homologen Teiles eine Hauptstütze der Hypothese von der Keimstätte-Verschiebung sein soll. Denn diese »stete Rückkehr« der Keimzellen an denselben, an sich gar nicht irgendwie bevorzugten Platz lasse sich gar nicht anders verstehen, als daß dieser die ursprüngliche Keimstätte bedeute, weshalb die Wanderung »in dem interessanten Licht rein phyletischer Reminiszenzen erscheine« (Nr. 70, S. 231, 242, 270). Leider beruht aber diese ganze Rückwanderungstheorie, wie oben gezeigt wurde, auf irrigen Annahmen und ist daher nicht aufrecht zu erhalten.

Überhaupt habe ich einen anscheinend aktiven Übertritt aus dem Entoderm in das Ectoderm nur bei einigen Hydromedusen (*Podocoryne*, *Syncoryne*, *Bougainvillea*) gesehen; wollte man also für diesen Vorgang auch einen Instinkt zugestehen, so würde er sich doch nur am Schluß der vorher passiv dirigierten Wanderung der Keimzellen und bloß an wenigen Endformen der Stammesentwicklung betätigen, während die sämtlichen übrigen und gerade älteren Geschlechtsindividuen der Hydropolypen für die Supposition eines ähnlichen hypothetischen Instinkts keinerlei Handhabe bieten. Unter diesen Umständen hat es aber natürlich keinen Sinn, auf der Zulässigkeit der Hypothese bei jenen drei erstgenannten Medusen zu bestehen. Daß aber die letzteren gerade Endformen in der bezeichneten Stammesentwicklung sind, richtet unsre Aufmerksamkeit auf das eigentlich ausschlaggebende Moment in dieser ganzen Frage.

---

[1] Nach WEISMANN »gehört es zu den größten Seltenheiten, daß eine Keimzelle unterwegs stecken bleibt« (Nr. 70, S. 276).

Alle auf die centripetale Keimstätte-Verschiebung bezüglichen Hypothesen und Erklärungen WEISMANNS, von denen hier nur die wichtigsten zur Sprache gebracht sind, gehen immer von der Voraussetzung aus, daß die Medusen die ältesten der hier betrachteten Geschlechtsindividuen sind, von denen alle übrigen abstammen. Wir sahen, daß diese phylogenetische Vorstellung durch alles andre, nur nicht durch eine systematisch durchgeführte vergleichende Entwicklungsgeschichte gewonnen wurde, und daß die letztere als maßgebende Quelle der Phylogenie jene Voraussetzung widerlegt und gerade die umgekehrte Stammreihe der Hydropolypen als die tatsächliche bezeugt (S. 269, 278). Die ältesten Geschlechtsindividuen dieser Reihe sind nicht die Medusen, sondern die einfachsten Gonanthen, in die die Keimzellen aus dem nächsten Hydranthen einwandern. In diesem liegt also die älteste Keimstätte, und die tatsächlich zu beobachtende Wanderung der Keimzellen ist folglich keine Rückwanderung zu einer angeblichen ersten Ursprungsstätte, sondern stets nur eine einfache, centrifugale Auswanderung aus der wirklichen ersten Keimstätte im Hydranthen in die aus ihm gerade hervorknospenden Gonanthen. Dabei ist also eine »phyletische Reminiszenz« ausgeschlossen und überhaupt jeder hypothetische Instinkt überflüssig; denn indem die Keimzellen nur der Wachstumsbewegung der in die Knospe einrückenden Zellenmassen folgen, erreichen sie in der ganz überwiegenden Mehrzahl der Fälle, nämlich in allen nicht medusoiden Geschlechtsindividuen, schon mit dem Eintritt in die Knospe ihr Ziel, da selbst der Übertritt der entodermalen Keimzellen ins Ectoderm nur passiv erfolgt.

Die Wanderung der Keimzellen der Hydropolypen vollzieht sich entweder ganz passiv durch die Wachstumsbewegung des sie enthaltenden Ectoderms oder Entoderms, oder nur teilweise aktiv, wobei sie jedoch durch die Formbedingungen dirigiert wird, die in den umgebenden Teilen enthalten sind. Für die Annahme eines die Wanderung regelnden und richtenden Instinkts der Keimzellen fehlt jede Veranlassung.

Es bleibt hier aber noch ein Punkt zu erörtern übrig. Aus der von WEISMANN aufgestellten Phylogenese der Hydropolypen folgt notwendig, daß der von ihm angenommenen centripetalen Verschiebung der Keimstätte eine entgegengesetzte phyletische Bewegung derselben vorausgegangen sein mußte, die er auch in der Tat einmal kurz erwähnt, aber später nicht mehr beachtet hat (Nr. 70, S. 257, 258). Da nämlich nach seiner Annahme die Hydromedusen mit ihrer ursprünglich im Manubrium gelegenen Keimstätte direkt aus Hydranthen mit einer cönosarkalen Keimstätte hervorgingen, müßte diese letztere während der Medusenbildung aus dem Hydranthenstiel centrifugal in das Hypostom oder das angebliche spätere Manubrium vorgerückt sein, ehe die eigentliche Keimstätte-Verschiebung in umgekehrter, centripetaler Richtung begann (vgl. S. 260). Für diese hypothetische erste Keimstätte-Verschiebung ist allerdings eine Erklärung überhaupt nicht versucht worden; diese wäre aber auch überflüssig gewesen. Denn nachdem es sich herausgestellt hat, daß die Hydromedusen überhaupt nicht modifizierte Hydranthen, sondern die Endglieder einer langen Entwicklungsreihe von Gonanthen sind, läßt sich jene hypothetische centrifugale Keimstätte-Verschiebung aus dem Hydranthenstiel in das Hypostom ebensowenig aufrecht erhalten wie die von WEISMANN ausführlich erörterte centripetale Verschiebung.

Mit diesen negativen Ergebnissen ist aber allerdings nicht jede Art von Keimstätte-Verschiebung bei den Hydropolypen in Abrede gestellt; denn die längst bekannte Tatsache, daß bei jenen Tieren die Keimzellen bald an der Reifungsstätte, bald entfernt davon entstehen und dann zu ihr hinwandern müssen, kann selbstverständlich auch so ausgedrückt werden, daß es dort räumlich verschiedene Keimstätten gibt, und daß angesichts des anerkannten phyletischen Zusammenhangs aller Hydropolypen jener Wechsel durch eine phyletische Verlagerung der Keimstätte verursacht sein muß. Dadurch wird freilich das unzweifelhafte Verdienst WEISMANNS, diese merkwürdige Tatsache zuerst bestimmt hervorgehoben und formuliert zu haben, in keiner Weise beeinträchtigt. Dagegen divergiert das, was jetzt, auf Grund der vorausgeschickten Untersuchungen über die Stammesgeschichte der Hydropolypen, über den wirklichen Hergang jener phyletischen Verlagerung gesagt werden kann, vollständig mit jeder der beiden WEISMANNschen Keimstätte-Verschiebungen.

Die ältesten, mit den einfachsten Gonanthen ausgestatteten Hydropolypen besitzen die Keimstätte im Stamm oder den Zweigen, die jüngeren Formen im allgemeinen schon in den Gonanthen oder den Medusenknospen, also der Reifungsstätte näher, und zuletzt in dieser selbst.

Diese Keimstätte-Verschiebung bewegt sich also von Anfang an nur in einer Richtung, nämlich distalwärts oder centrifugal, und zwar durch die ganze Reihe der Hydropolypen, von den bezeichneten ältesten Formen an bis zu den Medusen erzeugenden jüngsten Formen hinauf. Diese Verschiebung hat also nur die centrifugale Richtung mit der ersten Keimstätte-Verschiebung Weismanns, den Weg dagegen, wenigstens im allgemeinen, mit seiner zweiten Verschiebung gemein, und unterscheidet sich folglich von jeder von beiden grundsätzlich. Dieser Unterschied wird noch dadurch verschärft, daß tatsächlich zweierlei Keimstätten, ectodermale und entodermale, nebeneinander bestehen, und zwar schon in den ältesten Formen (*Corydendrium* — entodermal, *Eudendrium* — ectodermal u. a.), so daß die nachweisbare Verschiebung eben auch zwei verschiedene Ausgangspunkte hatte.

Noch in einem andern Punkte weiche ich von der Auffassung Weismanns hinsichtlich der Keimstätte-Verschiebung ab. Sie soll nämlich auf ihrem centripetalen Wege »im allgemeinen der Rückbildung der Medusen zu Gonophoren und Sporophoren parallel verlaufen« (Nr. 70, S. 285), so daß der Abstand zwischen der Keim- und der Reifungsstätte zunähme, je einfacher die Gonanthen würden, und abnähme, je näher sie den Medusen ständen, bei denen Keim- und Reifungsstätte zusammenfielen. Nur die weibliche *Podocoryne* hätte ihre Keimstätte bereits vorgeschoben, aber nicht über die Medusenknospe hinaus (a. a. O. S. 228, 286), wogegen kein gänzlich zurückgebildetes Gonophor die Keimstätte in sich selbst enthielte (a. a. O. S. 287). — Wenn dies alles richtig wäre, so müßten die sich daraus ergebenden allgemeinen Regeln auch für die von mir vertretene centrifugale Keimstätte-Verschiebung gelten; denn die Parallele bleibt dieselbe, in welcher Richtung der Abstand zwischen Keim- und Reifungsstätte und gleichzeitig der Bau der Geschlechtsindividuen wechseln.

Nun liegt es aber auf der Hand, daß ich jene Parallele schon deshalb nicht bestätigen kann, weil meine Beobachtungen über den Bau der Geschlechtsindividuen und über die Ausdehnung der Keimstätte von den Angaben Weismanns in den meisten Fällen beträchtlich abweichen. So finde ich, daß unter neun vollkommenen Medusen-Arten vier (*Podocoryne, Syncoryne, Bougainvillea, Obelia longissima*) Keim- und Reifungsstätte nicht vereinigt haben, und daß zudem die weibliche Keimstätte von *Podocoryne* und *Obelia* außerhalb der Medusenknospe und von der Reifungsstätte ebenso weit entfernt liegt wie bei den Polypen mit den einfachsten und ältesten Gonanthen (*Corydendrium, Dicoryne*

u. a.). Anderseits stehen unter allen Gonanthen der Athecata diejenigen von *Cordylophora* den Medusen am nächsten, während die Keim- und die Reifungsstätte in derselben Art den größten Abstand voneinander zeigen. Endlich fällt gerade bei den einzigen wirklich zurückgebildeten und von den Medusen am meisten entfernten Gonanthen von *Coryne* und *Sertularella* die Keimstätte größtenteils mit der Reifungsstätte zusammen.

Schon diese wenigen Beispiele offenbaren so radikale Widersprüche gegen die angebliche Parallele zwischen Keimstätte-Verschiebung und Stammesentwicklung der Geschlechtsindividuen, daß es unmöglich erscheint, von bloßen Ausnahmen einer Regel zu sprechen. Diese wird überdies durch die häufigen und bedeutenden Gegensätze zwischen den beiden Geschlechtern derselben Art durchbrochen; denn gleiche männliche und weibliche Keimstätten in gleicher Ausdehnung (gleiche Keimzonen) kann ich mit Sicherheit nur für *Tubularia, Eudendrium* und *Coryne* angeben. Kurz — nach meinen Befunden verlief die centrifugale Keimstätte-Verschiebung bei den Hydropolypen ganz unregelmäßig und keineswegs parallel zur Stammesgeschichte der Geschlechtsindividuen.

Damit ist aber nicht gesagt, daß die centrifugale Keimstätte-Verschiebung in gar keiner Beziehung zur Phylogenese der Geschlechtsindividuen stehe; nur ist dieser Zusammenhang ein ganz andrer als bisher angenommen wurde und ohne jede Hypothese aus der vergleichenden Entwicklungsgeschichte zu entnehmen.

Nach der voranstehenden Untersuchung besteht jene Verschiebung in der Hauptsache darin, daß die Keimstätte im Beginn der Phylogenese der Geschlechtsindividuen sich außerhalb der letzteren, später dagegen in ihnen selbst befindet (cönogone, blastogone Keimstätte — Weismann). Auf den ersten Blick erscheint es nun einigermaßen widerspruchsvoll, daß gerade die ältesten, ursprünglichen Geschlechtsindividuen der Hydropolypen ihre Keimzellen gar nicht selbst erzeugen, sondern nur von außen aufnehmen. Bei näherem Zusehen wird dies aber ganz verständlich.

Wie ich bereits ausführte (S. 282), läßt sich aus der vergleichenden Entwicklungsgeschichte unsrer Tiere mit großer Evidenz erschließen, wie es überhaupt zum Dimorphismus der Hydropolypenstöcke kam. Ein fertiger Hydranth wird durch eine in ihm auftretende Keimbildung nicht verändert; auch die an ihm entstehenden Knospen werden zu eben solchen Hydranthen, falls ihre Entwicklung sich vollendet, bevor sie Keimzellen produzieren oder aufnehmen. Erst wenn die Hydranthenknospen der ältesten Hydropolypen (*Corydendrium, Dicoryne*) im Bereich der cönogonen Keimstätte ihres Trägers entstehen und dabei gleich im Beginn ihrer Entwicklung Keimzellen aus jener Keimstätte aufnehmen, verwandeln sie sich durch die Unterdrückung der Mund- und Tentakelbildung in Gonanthen, sowie ihre Träger unter ähnlichen Umständen zu mehr oder weniger vollständigen Blastostylen werden (*Eudendrium, Podocoryne*). Die cönogone Keimstätte ist nicht die Folge einer Beschleunigung der Keimreife (Nr. 70, S. 229, 234, 263), sondern umgekehrt das ursprüngliche Gegebene und zugleich die Ursache der ersten Gonanthenbildung.

Später emanzipierte sich die Bildung der Gonanthen und andrer Keimträger von dem unmittelbaren Einfluß der Keimzellen, wie es besonders gut die sterilen Geschlechtsknospen von *Gonothyraea* und die Medusenknospen mit ganz später Keimbildung beweisen. Daneben blieb aber die cönogone Keimbildung ohne jede Regel bis in die Reihen der Medusen bestehen (*Podocoryne, Campanularia calyculata, Obelia longissima*), wogegen sie in andern Fällen schon bei Gonanthen-bildenden Formen durch eine blastogone Keimbildung abgelöst wurde (*Clava, Coryne, Sertularella*). Aber gerade diese Inkongruenz zwischen Keimstätte-Verschiebung und dem phyletischen Entwicklungsfortschritt der Keimträger führte schließlich doch eine bestimmte Beziehung zwischen ihnen herbei. Infolge der Unabhängigkeit beider Vorgänge voneinander konnte eine wirkliche oder relative Verzögerung in der Differenzierung der cönogonen Keimstätte Platz greifen, so daß die Keimzellen in die vorher selbständig entstandenen und mehr oder weniger fertigen Geschlechtsindividuen nicht mehr passiv eingeführt werden konnten; wie denn die völlig sterilen Keimträger von *Gonothyraea* zum Teil sicher darauf zurückzuführen sind. Dies bedeutet aber eine Gefahr für die Erhaltung der Art, der dadurch begegnet wurde, daß die Keimträger, statt auf die unsichere cönogone Keimstätte angewiesen zu sein, eine eigne blastogone Keimstätte erhielten. Die Ursachen dieses Wechsels lassen sich zunächst noch nicht angeben; unzweifelhaft war es aber notwendig, daß die Keimträger, nachdem ihre Entstehung von der cönogonen Keimstätte unabhängig geworden war, früher oder später eine blastogone Keimstätte erwarben.

Auch darüber, wie sich dieser Wechsel vollzog, findet sich eine genügende Auskunft in der unmittelbaren Beobachtung, ohne daß man zu irgendwelchen Hypothesen zu greifen nötig hätte. Es ist eben nicht richtig, daß bei den verschiedenen Hydropolypen lediglich ein Lagewechsel von streng lokalisierten Keimzonen nachweisbar ist (S. 293). Ich fand vielmehr in zahlreichen Fällen nicht nur unbestimmt ausgedehnte, sondern auch in verschiedene Abschnitte gesonderte Keimzonen. Um diese richtig zu deuten, hat man nur im Auge zu behalten, daß bei der centrifugalen Verschiebung die primäre cönogone Keimstätte naturgemäß stets früher erscheint als die sekundäre blastogone Keimstätte. Danach können ungefähr drei Kategorien von weiter ausgedehnten Keimzonen unterschieden werden.

1) Die ältesten cönogonen Abschnitte der Keimstätte treten zuerst auf und sind die umfänglichsten, die blastogonen Keimzellen erscheinen später und spärlicher (*Dicoryne, Gonothyraea*); dies wäre der Anfang einer centrifugalen Ausdehnung der ursprünglichen cönogonen Keimstätte. 2) Cönogone und blastogone Abschnitte sind annähernd gleich bemessen (*Hydractinia* ♂, *Clava* ♀, *Obelia longissima*), d. h. die blastogone Keimbildung hat sich merklich verstärkt. 3) Die cönogonen Abschnitte sind nur noch durch spärliche, aber früh entstehende größere Keimzellen gekennzeichnet, die ihr Ziel wohl meist nicht erreichen, abortieren, also den degenerierenden cönogonen Rest der im übrigen ganz in die Knospe vorgeschobenen Keimstätte darstellen (*Pennaria*). Es folgen dann die blastogonen Keimstätten mit ähnlichen Abstufungen (*Coryne, Syncoryne*) bis zur ganz späten, mit der Reifungsstätte zusammenfallenden Keimstätte. —

Diese Erscheinungen beweisen, daß die Verschiebung, soweit sie in derselben Körperschicht vor sich geht, wirklich auch von derselben Keimstätte ausgeführt wird, und daß sie genau genommen nicht als ein einfaches Vorrücken zu denken ist, sondern so, daß die älteren und früheren cönogonen Abschnitte der Keimstätte sich in dem Maße wirklich zurückbilden, als die jüngeren blastogonen Abschnitte sich stärker entwickeln.

Eine Änderung dieses Verhaltens zeigt sich nur dort, wo die Keimbildung auf eine andre Körperschicht, z. B. bei den männlichen *Gonothyraea* vom Entoderm auf das Ectoderm übergreift, was, wie wir sahen (S. 294), die vollgültigste Widerlegung der besprochenen Determinationstheorie liefert und ferner den Schluß gestattet, daß die blastogonen Keimzellen unter dem Einfluß der sie einschließenden Geschlechtsindividuen entstehen. Dann zeigt sich uns der merkwürdigste Wechsel im Kausalzusammenhang der Erscheinungen: die cönogone Keimstätte, die anfangs die Entstehung der Gonanthen hervorrief, büßt diese Wirkung allmählich ein, und die selbständig gewordenen Keimträger erzeugen ebenso allmählich eine eigne blastogone Keimstätte, während die cönogone, ursprüngliche abortiert. Es ist dies, wie mir scheint, ein treffendes Beispiel für die in der individuellen Entwicklung fortschreitende »Korrelation« der Teile, über die ich mich schon vor Jahren aussprach (Nr. 27), deren weitere Erörterung jedoch ebenso wie diejenigen vieler andrer Schlußfolgerungen aus der vorgetragenen Entwicklungsgeschichte der Hydropolypen hier nicht am Platze ist.

Nur noch eine solche allgemeine, aber doch auf die Hydropolypen beschränkte Frage sei hier noch kurz berührt: wie stellt sich der altbekannte Generationswechsel dieser Tiere im Lichte der neuen Beobachtungen dar?

Bei der Beantwortung dieser Frage werde ich mich auf das Nächstliegende beschränken. — Mit Recht hat Weismann (Nr. 70, S. 293) die Ansicht de Varennes zurückgewiesen, daß alle bisher so genannten »Geschlechtsindividuen« der Hydropolypen nur ungeschlechtliche Brutträger und die keimbildenden Hydranthen allein die echten Geschlechtstiere wären und daß folglich ein Generationswechsel dort gar nicht bestände (Nr. 67, S. 682). Denn die Voraussetzung de Varennes von der durchgängigen cönogonen Keimstättebildung ist eben nicht richtig. Aber auch die Argumente Weismanns für die Berechtigung des Namens »Generationswechsel« in der Fortpflanzungsgeschichte aller Hydropolypen sind nicht einwandfrei. Er geht davon aus, daß der Dimorphismus dieser Tiere mit einem Wechsel von sterilen Hydranthen und keimbildenden Medusen begonnen habe, worauf ein Teil der letzteren im Zusammenhang mit ihrer Rückbildung zu Gonanthen usw., also sekundär die eigne Keimbildung zugunsten einer cönogonen aufgegeben hätte. Ist nun jene ursprüngliche, gegenwärtig teilweise noch bestehende Fortpflanzung ein echter Generationswechsel, so könne auch deren sekundäre Modifikation um so eher denselben Namen behalten, als es nicht wohl anginge, in solchen Arten, die neben blastogonen männlichen Geschlechtsindividuen weibliche mit cönogoner Keimbildung erzeugten (vgl. *Clava*, *Podocoryne*, *Campanularia calyculata*), den männlichen Stöcken einen Generationswechsel zuzuschreiben, den gleichgebauten weiblichen dagegen abzusprechen.

Nun sind aber die genannten Voraussetzungen Weismanns, wie wir gesehen haben, nicht richtig und vielmehr in ihr Gegenteil zu verwandeln. Die merkwürdige Fortpflanzung der meisten Hydropolypen, deren Hydranthen Keime erzeugen aber nicht zur Reife bringen, sondern auf andre, selbst nicht keimbildende Individuen übertragen, ist eben tatsächlich die ursprüngliche Fortpflanzungsweise der dimorphen

Hydropolypen, und der Wechsel völlig steriler Hydranthen und andersgebauter echter Geschlechtstiere oder das, was man seit jeher unter dem Generationswechsel der Hydropolypen verstanden hat, ist bloß eine sekundäre, letzte Modifikation jenes älteren Zustandes. Wenn also Weismann nach seinen Voraussetzungen im Recht war, daß er den angeblich ursprünglichen echten Generationswechsel auch nach der vermeintlichen Umwandlung der blastogonen Stöcke in rückgebildete cönogone fortdauern läßt (sowie man auch in der Systematik die noch so sehr rückgebildeten Formen den typischen Stammformen unterordnet) so liegt die Frage jetzt gerade umgekehrt: Kann man jene, nach meinen Beobachtungen ursprüngliche Fortpflanzungsweise einen Generationswechsel nennen, obwohl sie sich erst durch eine eingreifende Abänderung in den bekannten echten Generationswechsel verwandelte?

Nun steht ja der Begriff des Generationswechsels nicht so fest, daß nicht recht verschiedene Fortpflanzungsarten, sobald sie nur mit morphologisch und in der Fortpflanzung irgendwie verschiedenen Individualformen verbunden sind, gleicherweise mit jenem Namen bezeichnet werden könnten. Insofern könnte die Fortpflanzungsweise aller dimorphen Hydropolypen schlechtweg als ein Generationswechsel gelten; nur kämen dabei die erörterten Verschiedenheiten jener Fortpflanzung — mit cönogoner und mit blastogoner Keimbildung — überhaupt nicht in Betracht. Diese Verschiedenheit dürfte aber zweifellos bedeutsamer erscheinen als die Berechtigung eines gemeinsamen Namens für die Gesamtheit der fraglichen Erscheinungen. Denn die Hydranthen mit cönogonen Keimstätten können doch nicht als sterile Individuen aufgefaßt werden wie die Träger der blastogonen Geschlechtsindividuen; und dies um so weniger, als sie bis zur Abgabe ihrer sämtlichen Keimzellen sich von einer keimbildenden Hydra nicht unterscheiden und phylogenetisch nur eine Wiederholung derselben sind (vgl. namentlich die unverzweigten Hydranthen von *Podocoryne* und *Clava*). Anderseits sind die vollkommenen blastogonen Geschlechtsindividuen grundsätzlich von den an sich sterilen und nur cönogone Keime aufnehmenden Keimträgern verschieden. Kurz — die ursprünglich keimbildenden Hydranthen sind weder »Ammen«, wie die sterilen medusenzeugenden Hydranthen, noch sind ihre medusoiden oder nicht medusoiden Keimträger wahre Geschlechtstiere wie die blastogonen Keimträger.

Wollte man nun aber diesen Tatsachen terminologisch Ausdruck geben, so stößt man wieder auf die von Weismann hervorgehobene Schwierigkeit, daß beide Kategorien der Fortpflanzung nicht selten in einer und derselben Art nebeneinander vorkommen, und man vernünftigerweise deren männlichen und weiblichen Individuen nicht eine verschiedene Fortpflanzungsweise zuschreiben könnte.

Dieser Konflikt theoretischer und praktischer Forderungen ist es aber gerade, worauf ich bei dieser Diskussion hinaus wollte. Er ist gleichbedeutend mit dem von mir schon mehr als einmal hervorgehobenen Konflikt zwischen Geschichte und Systematik der Tiere (Nr. 30, S. 365, Nr. 31, S. 22). Der einzelne Fortschritt in der Phylogenese der Tiere erreicht im allgemeinen noch nicht einmal den Wert eines Artunterschiedes; solche ununterbrochen aneinandergereihten Entwicklungsstufen einer phyletischen Gruppe können also niemals wirklich systematisch angeordnet werden, da hierzu außer den Artunterschieden notwendig noch die stetig zunehmenden Unterschiede der Gattungen, Familien usw. gehören. Diese systematischen Unterschiede ergeben sich vielmehr bloß aus unsrer Unkenntnis der die Gattungen usw. verbindenden, ausgestorbenen Formen, so daß die historische Untersuchung über den Zusammenhang der Tiere, die jene Lücken unsrer Kenntnisse auszufüllen bemüht ist, gleichzeitig daran arbeitet, die notwendigen Voraussetzungen der praktisch unentbehrlichen Systematik zu beseitigen. Mit andern Worten: das ungewollte Ziel der historischen Forschung ist die Aufhebung des Systems, und die Existenzfähigkeit des letzteren hängt wiederum davon ab, daß der natürliche und wirkliche Zusammenhang der verglichenen Formen nicht vollständig aufgedeckt wird.

Auf Grund dieser Erwägung ergibt sich für die oben gestellte Frage folgendes. Die Fortpflanzung der Hydropolypen mit blastogoner Keimbildung und echtem Generationswechsel ist so sehr von demjenigen mit cönogoner Keimbildung und zugleich ihren Vorstufen verschieden, daß auch eine terminologisch-systematische Unterscheidung beider zweifellos stattfände, wenn die zahlreichen Übergänge von der Vorstufe zur Endstufe unbekannt wären, und ihre Extreme unvermittelt einander gegenüberständen. Der Mangel einer trennenden Lücke in dieser unsrer Kenntnis hindert aber die systematische Betrachtung an jener Unterscheidung und befürwortet vielmehr die Zusammenfassung beider Kategorien unter einen, freilich recht verallgemeinerten Begriff des Generationswechsels. Auf der andern Seite muß die historische Betrachtung jene Unterschiede um so mehr berücksichtigen, als sie bei der richtigen Einordnung in eine fortlaufende Entwicklungsreihe als Vorstufen und Folgen den Zusammenhang des Verschiedenen erst ganz hervortreten lassen. Und daher ist es keineswegs gleichgültig, ob man alle diese Stufen unter einen halbschematischen Begriff zusammenfaßt, oder ihrer historischen Stellung in der Phylogenese Ausdruck gibt.

Wenn es also für eine mehr oder weniger systematische Übersicht der Hydropolypen genügen mag, ihre gesamte Fortpflanzung als Generationswechsel zu bezeichnen, so verlangt eine phylogenetische Darstellung, daß man dabei die Fortpflanzung mit cönogoner Keimbildung nur als Vorstufe der Fortpflanzung mit blastogoner Keimbildung oder was dasselbe ist, als Vorstufe des eigentlichen Generationswechsels bezeichnet. Daß dabei eine scharfe Abgrenzung fehlt, ist kein Mangel der Phylogenie, sondern gerade ein Erfordernis einer vollkommenen Phylogenie. Anderseits wird die Berechtigung einer Abgrenzung von Vorstufe und Vollendung des Generationswechsels vollends evident, wenn man sich vergegenwärtigt, daß und wie solche Hydropolypen wie *Corydendrium*, nach dem Ausweis der Entwicklungsgeschichte, aus einer Hydra-ähnlichen Urform hervorgegangen sind. Da sie in der cönogonen Keimbildung und der Fähigkeit zur Knospenbildung alles Material zur Metamorphose bereits enthielt, so brauchten dabei nur einige Hydranthenknospen im Bereich der cönogonen Keimstätte zu entstehen (S. 282). Dann erscheint aber der Abstand zwischen jener Urform und *Corydendrium* kaum so groß wie derjenige zwischen *Corydendrium* und etwa *Dendroclava*, und es fehlt daher erst recht ein Motiv, in dieser mit den Hydriden beginnenden geschlossenen Entwicklungsreihe die untere Grenze des Generationswechsels gerade zwischen *Hydra* und *Corydendrium* und nicht vielmehr innerhalb der dimorphen Hydropolypen, zwischen den Formen mit cönogoner und denen mit blastogoner Keimbildung festzusetzen — trotz aller allmählichen Übergänge.

Was aber der Generationswechsel der Hydropolypen lehrt, wiederholt sich vielfältig in ihren übrigen Bildungen. Wo liegt denn die wirkliche Grenze zwischen Medusen und den nicht-medusoiden Keimträgern, zwischen den Keimsäcken und den einfachen Geschlechtsknospen der Thecaphora, zwischen dem einfachsten Innenectoderm und dem Glockenkern usw.? — Trennende Grenzen werden geschaffen durch die Lücken unsrer Kenntnis oder unsrer Erkenntnis; die Entwicklungsgeschichte, die jede Trennung beseitigt, fördert mit den Kenntnissen auch die richtige Erkenntnis.

Litteratur-Verzeichnis.

1. Agassiz, L., Contributions to the Natural History of the Unit. Stat. Am. III, 1860, IV, 1862.
2. Allman, On the Anatomy and Physiology of Cordylophora (Phil. Transact. Roy. Soc. London, 1853).
3. — A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids (Ray Soc. 1871, 1872).
4. van Beneden, P. J., Mémoire sur les Campanulaires de la côte d'Ostende (Mém. Acad. roy. Bruxelles, T. XVII. 1844).
5. — Recherches sur l'embryogénie des Tubulaires (Mém. Acad. roy. Bruxelles, T. XVII. 1844).
6. — E., De la distinction originelle du Testicule et de l'Ovaire (Bull. Acad. Belg. 2. sér. 37. 1874).
7. Böhm, Helgolander Leptomedusen (Jen. Zeitschr. f. N. XII. 1878).
8. Brauer, Über die Entstehung der Geschlechtsprodukte und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum (Diese Zeitschr. LII. 1891).
9. Brooks, The Life-History of the Hydromedusae (Mem. Boston Soc. N. H. Vol. 3. 1886).
10. Bunting, The Origin of the Sex-cells in Hydractinia and Podocoryne, and the Development of Hydractinia (Journ. of Morphol. IX. 1894).
11. Cerfontaine, Recherches expérimentales sur la Régeneration et l'Hétéromorphose chez Astroïdes calycularis et Pennaria cavolinii (Arch. de Biol. 19. 1903).
12. Chun, Coelenterata (Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs II. 2. 1894).
13. — Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren (Verh. D. Zool. Ges. 1897).
14. Ciamician, Zur Frage über die Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden (Diese Zeitschr. 30. 1878).
15. — Über den feineren Bau und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum (Diese Zeitschr. 32. 1879).
16. Claus, Über Halistemma tergestinum (Arb. Zool. Inst. Wien I. 1878).
17. — Beiträge zur Kenntnis der Geryonopsiden- und Eucopidenentwicklung (Arb. Zool. Inst. Wien IV. 1881).
18. Conn, Note from Chesapeake Zoological Laboratory. Development of Tubularia cristata (Zool. Anz. V. 1882).
19. Dendy, On a Free-swimming Hydroid, Pelagohydra mirabilis (Quart. Journ. of Micr. Sc. 46. 1903).
20. Doflein, Die Eibildung bei Tubularia (Diese Zeitschr. 62. 1897).
21. Fraipont, Recherches sur l'organisation histologique et le dévéloppement de la Campanularia angulata (Arch. zool. éxp. VIII. 1879/80).
22. Gegenbaur, Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen. 1854.
23. — Versuch eines Systems der Medusen (Diese Zeitschr. VIII. 1857).
24. — Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 1859.

25. Gegenbaur, Grundriß der vergleichenden Anatomie. 1878.
26. Giard, Sur l'éthologie du Campanularia calyculata Hincks (C. R. Soc. Biol. Paris [10] Tom. 5. 1899).
27. Goette, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.
28. — Ein neuer Hydroid-Polyp mit einer neuen Art der Fortpflanzung (Zool. Anz. III. 1880).
29. — Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Vergleichender Teil 1884.
30. — Einiges über die Entwicklung der Scyphopolypen (Diese Zeitschr. 63. 1897).
31. — Lehrbuch der Zoologie. 1902.
32. — Über die Entwicklung der Hydromedusen (Zool. Anz. 27. 1904).
33. Goto, Die Entwicklung der Gonophoren bei Physalia maxima (Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo X. 1897).
34. Grobben, Über Podocoryne carnea (Arb. Zool. Inst. Wien II. 1875).
35. Haeckel, Das System der Medusen. 1879.
36. Hamann, Der Organismus der Hydropolypen (Jen. Zeitschr. f. Naturw. XV. N. F. VIII. 1882).
37. Hargitt, Chas. W., The Early Development of Eudendrium (Zool. Jahrb. Anat. 20. 1904).
38. — Notes on some Hydromedusae from the Bay of Naples (Mitt. Zool. Stat. Neapel 16. 1904).
39. Harm, Die Entwicklungsgeschichte von Clava squamata (Diese Zeitschr. 73. 1903).
40. Hartlaub, Beobachtungen über die Entstehung der Sexualzellen bei Obelia (Diese Zeitschr. 41. 1884).
41. — Die Coelenteraten Helgolands (Wiss. Meeresuntersuch. Biol. Anst. Helgoland N. F. I. 1894).
42. — Die Hydromedusen Helgolands (Wiss. Meeresunters. Biol. Anst. Helgoland N. F. II. 1897).
43. — Zur Kenntnis der Gattungen Margelopsis und Nemopsis (Nachr. Ges. Wiss. Göttingen. 1899).
44. Hertwig, O. und R., Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. 1878.
45. Hincks, A History of the British Hydroid Zoophytes. 1868.
46. Ishikawa, Über die Abstammung der männlichen Geschlechtszellen bei Eudendrium racemosum Cav. (Diese Zeitschr. 45. 1887).
47. — Über die Herkunft der weiblichen Geschlechtszellen bei Podocoryne carnea (Diese Zeitschr. 47. 1888).
48. Kleinenberg, Über die Entstehung der Eier bei Eudendrium (Diese Zeitschrift. 35. 1881).
49. Koch, Vorläufige Mitteilungen über Coelenteraten (Jen. Zeitschr. f. Naturw. 7. 1873).
50. Kölliker, »Polypen« im Bericht über einige im Herbste 1852 in Messina angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen (Diese Zeitschr. IV. 1853).
51. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil I. 1890.

52. v. Lendenfeld, Über Coelenteraten der Südsee IV. Eucopella campanularia (Diese Zeitschr. 38. 1883).
53. Maas, Über Bau und Entwicklung der Cuninenknospen (Zool. Jahrb. Anat. 5. 1892).
54. — Die kraspedoten Medusen (Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldtstiftung 1893).
55. Mereschkowsky, Studies of the Hydroidea (Ann. Mag. Nat. Hist. 1878).
56. Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren (Diese Zeitschr. 24. 1874).
57. — Embryologische Studien an Medusen. 1886.
58. Motz-Kossowska, Contribution à la connaissance des Hydraires de la Mediterranée occidentale. I. Hydraires Gymnoblastiques (Arch. zool. éxper. 4. Série III. 1905).
59. Pauly, Untersuchungen über den Bau und die Lebensweise der Cordylophora lacustris (Jen. Zeitschr. Naturw. 36. 1902).
60. Schneider, K., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. 1902.
60a. Schultze, M., Über die männlichen Geschlechtsteile der Campanularia geniculata (Müllers Archiv 1850).
61. Schulze, Fr. E., Über den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. 1871.
62. — Über den Bau von Syncoryne sarsi und der zugehörigen Meduse Sarsia tubulosa. 1873.
63. Seeliger, Über das Verhalten der Keimblätter bei den Knospen der Coelenteraten (Diese Zeitschr. 58. 1894).
64. Sigerfoos, A new Hydroid from Long Island Sound (Amer. Natur. 33. 1899).
65. Thallwitz, Über die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroiden (Jen. Zeitschr Naturw. 18. 1885).
66. Tichomiroff, Zur Entwicklungsgeschichte der Hydroiden (Nachrichten Kais. Ges. Freunde d. Naturw. Moskau Zool. Abt. I. 1887) russ.
67. de Varenne, Recherches sur la reproduction des polypes hydraires (Arch. zool. éxper. II. 1882).
68. Weismann, Zur Frage nach dem Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden. Über den Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden (Zool. Anz. 1880).
69. — Beobachtungen an Hydroid-Polypen III. Die Entstehung der Eizellen in der Gattung Eudendrium (Zool. Anz. 1881).
70. — Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. 1883.
71. Woltereck, Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks (Diese Zeitschr. 82. 1905).
72. — Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren (Verh. D. Zool. Ges. 1905).
73. Wulfert, Die Embryonalentwicklung von Gonothyraea loveni (Diese Zeitschrift. 71. 1902).
74. Zoia, On some specimens of Dendroclava dohrni (Ann. Mag. Nat. Hist. IX. 1892).

Erklärung der Abbildungen.

LS Längsdurchschnitt, *QS* Querdurchschnitt, Vgr. Vergrößerung.

Tafel I.

Alle Figuren beziehen sich auf *Podocoryne carnea* ♀.

Fig. 1. Älteres Blastostyl, *LS*, Vgr. 64; *ks* Medusenknospen.

Fig. 2, 3. Hydranthenköpfchen, *QS*, Vgr. 156; *ec* Ectoderm, *t* Täniole, *mr* Magenrinne des Entoderms, *tl* Tentakel.

Fig. 4. Knospungszone eines Blastostyls, *QS*, Vgr. 440; *ks* Medusenknospen, *ei* Eizellen im Entoderm, *ei'* Eizellen in der Grenzlamelle.

Fig. 5. Stück aus einem gleichen Durchschnitt, Vgr. 440; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ei* Eizellen.

Fig. 6—8. Jüngste Medusenknospen, *LS*, Vgr. 440; *ec*, *en*, *ei* wie vorher.

Fig. 9. Junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *b* Blastostyl, *ec*, *en*, *ei* wie vorher.

Fig. 10—12. Drei Längsdurchschnitte einer Medusenknospe, Vgr. 440; 1—4 Durchschnitte der vier Endzipfel der Magenrinne.

Fig. 13. Junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; 1, 2 zwei nebeneinanderliegende Endzipfel von Magenrinnen.

Fig. 14. Medusenknospe vor der Entstehung eines Glockenkerns, *QS*, Vgr. 440; *t* Täniolen, *mr* Magenrinnen.

Fig. 15. Junge Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *ei* Eizellen im Entoderm und im Ectoderm.

Fig. 16. Junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; 1, 2 zwei einander gegenüberliegende Endzipfel der Magenrinnen, *gl* Anlage des Glockenkerns.

Fig. 17—19. Drei Längsdurchschnitte einer Medusenknospe, Vgr. 440; *rs* Radialschläuche, *gl* Glockenkern.

Fig. 20—22. Drei Querdurchschnitte einer Medusenknospe, Vgr. 440; *rs* Radialschläuche, *sp* Spadixplatte, *gl* Glockenkern, *t* Täniolen, *mr* Magenrinnen.

Fig. 23. Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *mr* Magenrinnen, *t* Täniolen im Übergang in die angeschnittene Spadixplatte.

Fig. 24. Seitlicher Längsdurchschnitt einer Medusenknospe, Vgr. 440; *rs* zwei nebeneinanderliegende Radialschläuche.

Fig. 25. Seitlicher Längsdurchschnitt einer Medusenknospe, Vgr. 440; *rs* Radialschlauch in der Längsachse getroffen, *rs'* bloß angeschnitten.

Tafel II.

Alle Figuren beziehen sich auf *Podocoryne carnea* ♀.

Fig. 26—29. Vier Längsdurchschnitte einer Medusenknospe, Vgr. 440; *gl* Glockenkern, rs^1, rs^2, rs^3, rs^4 die in der Schnittserie aufeinanderfolgenden vier Radialschläuche, *mg* Magenentoderm mit Eizellen, *sp* Spadixplatte, *br* Brücke vom Magenentoderm zur Spadixplatte.

Fig. 30. Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *rs* Radialschlauch, *gl* Glockenhöhle, *g* interradiale Grenzlamelle.

Fig. 31, 32. Zwei Querdurchschnitte einer Medusenknospe, Vgr. 440; *sp* Spadixplatte im Flächenschnitt, *sb* Subumbrellarepithel, *rs* Radialschlauch, *ei* Eizellen in der Einwanderung aus einem Radialschlauch in die Spadixplatte, *t* Täniolen mit Eizellen in ihren Faltenbuchten.

Fig. 33. Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *gl* Glockenhöhle, *sb* Subumbrellarepithel, *rs* Radialschlauch, *ei* Eizelle im interradialen Außenectoderm.

Fig. 34. Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *gl* Glockenkern, *rs* Radialschlauch, *sp* Spadixplatte, *br* Brücke von ihr zum Magenentoderm.

Fig. 35. Ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *gl* Glockenhöhle, *rs* Radialschlauch, *sp* Spadix, *st* Knospenstiel.

Fig. 36. Noch ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *gl, rs, sp, st* wie vorher, *ec'* Ectoderm des Manubrium mit Eizellen.

Fig. 37. Ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *gl, rs, sp, ec'* wie vorher, *d* Decke der Glockenhöhle = Anlage des Velum, *mg* Magen.

Fig. 38—40. Drei Querdurchschnitte einer Medusenknospe mitten durch das Manubrium (38), durch dessen Basis (39) und dicht darunter (40), Vgr. 376; *mb* Manubrium, *gl* Glockenhöhle, *sb* Subumbrellarepithel, *sb'* Subumbrellarzipfel, *g* interradiale Grenzlamelle, *rs* Radialschlauch, *rs'* Radialschlauch im Übergang in den Spadix (*sp*), *t* Täniolen, *mr* Magenrinnen.

Fig. 41—43. Drei Querdurchschnitte einer älteren Medusenknospe, Vgr. 376; *gl* Spitze der Glockenhöhle, *mb* Manubrium, *sb* Subumbrellarepithel, *sb'* Subumbrellarzipfel, *rs* Radialschläuche in der Höhe des künftigen Ringkanals, *rs'* Radialschläuche in mittlerer Höhe, *rs''* Radialschlauch im Übergang in den Spadix und die Täniolen *t*, *u* Flügel der Radialschläuche = künftige Umbrellarplatten, *g* interradiale Grenzlamelle.

Fig. 44. Ältere Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *rs* Radialschlauch im Übergang in die Täniolen *t*, *ei* Eizelle im interradialen Außenectoderm, *ei'* Eizelle im interradialen Magenentoderm.

Fig. 45. Ähnliche Medusenknospe, *QS* durch die Magengegend, Vgr. 376; *mr* Magenrinnen, *t* Täniolen.

Fig. 46. Mittelgroße Medusenknospe, *LS* durch zwei benachbarte Interradien, Vgr. 376; *gl* Glockenhöhle, *sb* Subumbrellarzipfel mit Eizellen, *rs* Radialschlauch, *sp* Spadix, *br* Brücke von ihm zum Magenentoderm.

Tafel III.

Alle Figuren beziehen sich auf *Podocoryne carnea.*

Fig. 47. Mittelgroße ♀ Medusenknospe, *LS*, links beinahe radial, rechts mehr interradial, Vgr. 440; *rs* Radialschläuche, *mg* Magenentoderm, *br* Brücke von ihm zum Spadix (*sp*), *gl* Glockenhöhle, *ei* Eizellen.

Fig. 48. Ältere ♀ Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *rs* Radialschläuche, *u* deren Flügel, *g* interradiale Grenzlamelle, *sb* Subumbrellarepithel, *gl* Glockenhöhle, *ec'* Ectoderm des Manubrium, *sp* Spadix.

Fig. 49. Manubrium einer älteren ♀ Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *ec'* Ectoderm des Manubrium, *ov* interradiale Ovarien.

Fig. 50. Ältere ♀ Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *rs* Radialschlauch, *u* Umbrellarplatte, *rk* Ringkanal, *gl* Glockenhöhle, *x* Anschnitt ihrer Decke.

Fig. 51. Dieselbe Knospe, *QS*, Vgr. 376; *rs*, *u*, *gl* wie vorher, *sb* Subumbrellarepithel, *ec′* Ectoderm des Manubrium mit Eizellen, *sp* Spadix.

Fig. 52. Reife ♀ Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *u*, *gl*, *sb*, *ec′*, *sp* wie vorher, *rs* Radialkanäle, *ec* Außenectoderm, *tl* Tentakel.

Fig. 53. Ältere Medusenknospe, *LS*, links radial, rechts mehr interradial, Vgr. 376; *rw* Randwulst, *gl* Glockenhöhle, *mb* Manubrium, *v* Anlage des Velum.

Fig. 54. Ähnliche Knospe, *LS*, Vgr. 376; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 55. Etwas ältere Knospe, *LS*, Vgr. 376; *rk* Ringkanal, *rw* Randwulst, *tl* Tentakel, *v* Velum.

Fig. 56. Querdurchschnitt durch die Randwülste einer Medusenknospe, Vgr. 376.

Fig. 57. Querdurchschnitt durch die Basen der Randwülste (*rw*), *ei* Eizelle, Vgr. 376.

Fig. 58. Fertige ♀ Meduse, *LS*, Vgr. 376; *rs* Radialkanal, *rw* Ectoderm der Randwülste, *tl* Tentakel, *mt* Mundtentakel am Manubrium, *p* Sinnespolster, *v* Velum, *st* Stiel, *c* Periderm der Knospe.

Fig. 59. Flächenschnitt durch das Subumbrellarepithel einer älteren Medusenknospe, stark vergrößert; *ir* Ringmuskel, *r* radiale Längsmuskeln.

Fig. 60. Männliche Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *mr* Magenrinne, *t* Täniolen, *sb* Subumbrellarzipfel, *sp* Keimstätte im Außenectoderm.

Fig. 61. Männliche Medusenknospe, interradialer *LS*, Vgr. 376; *rs* Radialschlauch, *gl* Glockenhöhle, *mb* Manubrium, *sb* Subumbrellarzipfel, *sp* Keimstätte im Außenectoderm.

Fig. 62. Querdurchschnitt des Manubrium einer männlichen Medusenknospe, Vgr. 376; *sp* Spermatoblasten im Ectoderm.

Fig. 63. Freie männliche Meduse, *QS*, Vgr. 226; *ec* Außenectoderm, *u* Umbrellarplatten, *rs′* Radialkanäle, *sb* Subumbrellarepithel, *gl* Glockenhöhle, *sp* interradiale Spermarien im Manubrium-Ectoderm, *t* Täniolen des Spadix.

Tafel IV.

Fig. 64. *Syncoryne sarsi* ♀, jüngste Medusenknospe, *LS*, Vgr. 312; *rs* erste Anlagen der Radialschläuche.

Fig. 65. *Syncoryne sarsi* ♀, junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 312; *gl* Glockenkern, *rs* Radialschlauch, *ei* Eizelle im Magenentoderm.

Fig. 66. *Syncoryne sarsi* ♀, seitlicher *LS*, Vgr. 312; *rs* zwei benachbarte Radialschläuche, *ei* Eizelle im Entoderm des Knospenstiels.

Fig. 67. *Syncoryne sarsi* ♀, ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 312; *gl* Glockenhöhle, *rs* Radialschlauch, *sp* Spadix, *ei* Eizellen im Entoderm der Brücke vom Magenectoderm zum Spadix.

Fig. 68. *Syncoryne sarsi* ♀, ähnliche Knospe, *LS*, rechts interradial, links radial, Vgr. 226; *gl* Decke der Glockenhöhle, *ec* Scheitelectoderm, *rs* Radialschlauch, *rw* Randwulst, *u* Umbrellarplatte.

Fig. 69. *Syncoryne sarsi* ♀, Manubrium einer älteren Medusenknospe, *QS*, Vgr. 312; *ei* Eizelle aus dem Spadix (*sp*) in das Ectoderm des Manubrium (*ec′*) einwandernd.

Fig. 70. *Syncoryne sarsi* ♀, dass., Vgr. 312; *ec′*, *sp* wie vorher, *ei* jüngste Eizellen.

Fig. 71. *Syncoryne sarsi* ♂, Medusenknospe, *QS*, Vgr. 312; *ae* Außenectoderm, *mr* Magenrinne, *k* interradiale Keimstätte in der Faltenbucht der Täniole *t*.

Fig. 72. *Bougainvillea fruticosa* ♀, jüngste Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *rs* erste Anlagen der Radialschläuche.

Fig. 73. *Bougainvillea fruticosa* ♀, Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *gl* Glockenkern mit Resten eines Füllgewebes im Innern, *rs* Radialschlauch, *sp* Spadixplatte.

Fig. 74. *Bougainvillea fruticosa* ♀, ältere Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *rw* umgebogene Randwülste, *tl* Tentakel.

Fig. 75. *Bougainvillea fruticosa* ♀, Querdurchschnitt des Manubrium einer älteren Medusenknospe, Vgr. 440; *ei* Eizellen aus dem Spadix (*sp*) in das Ectoderm des Manubrium (*ec'*) einwandernd.

Fig. 76. *Bougainvillea fruticosa* ♀, Querdurchschnitt des Manubrium einer freien Meduse, Vgr. 440; *ov* interradiales Ovarium im Ectoderm des Manubrium (*ec'*), *t* Täniolen des Spadix.

Fig. 77. *Bougainvillea fruticosa* ♂, ältere Medusenknospe, *LS* des Manubrium, Vgr. 440; *ec'* Ectoderm des Manubrium, *h* Hodenanlage, *u* Umbrellarplatte, *sp* Spadix.

Fig. 78. *Dendroclava dohrni* ♀, junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *gl* Glockenkern, *mr* Magenrinne und *t* Täniole seitlich angeschnitten.

Fig. 79, 80. *Dendroclava dohrni* ♀, zwei Querdurchschnitte einer Medusenknospe, Vgr. 376; *gl* Glockenkernboden, *rs* Radialschlauch, *mr* Magenrinne, *t* Täniolen, *sp* Anschnitt der Spadixplatte.

Fig. 81. *Dendroclava dohrni* ♀, ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *rw* Randwulst, *rs* Radialschlauch, *sp* Spadixplatte, *ov* Anlage der Ovarien am Boden der Glockenhöhle *gl*.

Fig. 82, 83. *Dendroclava dohrni* ♀, zwei Querdurchschnitte einer noch älteren Medusenknospe, Vgr. 376; *rw* Randwülste, *rk* Ringkanal, *v* Anschnitt des Velum, *tl* radiale Tentakel.

Fig. 84. *Dendroclava dohrni* ♀, Querdurchschnitt des Manubrium einer älteren Medusenknospe, Vgr. 376; *ec'* Ectoderm des Manubrium, *ov* interradiale Ovarien, *t* Täniolen des Spadix.

Fig. 85. *Pennaria cavolinii* ♀, junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *k* Keimstätte im Scheitel des Ectoderms (*ec*), *en* Entoderm.

Fig. 86. *Pennaria cavolinii* ♀, jüngste Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *ec* Ectoderm mit größeren Eizellen in der Knospe und im Hydranthen.

Fig. 87. *Pennaria cavolinii* ♀, junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *gl* Glockenkern mit Keimstätte, *ae* Außenectoderm mit einer Eizelle, *rs* Radialschlauch.

Fig. 88. *Pennaria cavolinii* ♀, Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *gl* Glockenkern mit Keimstätte im Grunde, *rs* Radialschlauch, *ec* Ectoderm des Hydranthen mit einer Eizelle.

Fig. 89. *Pennaria cavolinii* ♀, junge Medusenknospe, *QS*, Vgr. 226; *gl* Glockenkern, *rs* solide obere Enden der Radialschläuche, *ae* Außenectoderm mit größeren Eizellen.

Fig. 90. *Pennaria cavolinii* ♀, etwas ältere Medusenknospe, *QS*, Vgr. 226; *gl* Anschnitt des Glockenkernbodens, *rs* Radialschlauch.

Fig. 91. *Pennaria cavolinii* ♀, Ectoderm des Hydranthen mit Eizellen in den Epithelzellen, Vgr. 364.

Fig. 92. *Pennaria cavolinii* ♂, junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *k* Keimstätte im Scheitel des Ectoderm, *rs* Anlagen der Radialschläuche.

Fig. 93. *Pennaria cavolinii* ♂, Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *ae* Außenectoderm, *sb* Subumbrellarepithel, *h* Hodenanlage im Ectoderm des Manubrium, sp Spadix.

Tafel V.

Fig. 94. *Pennaria cavolinii* ♀, jüngere Umbrella, *QS*, Vgr. 226; *ae* Außenectoderm, *rs* Radialkanal, *u* Umbrellarplatte, *sb* Subumbrellarepithel.

Fig. 95. *Pennaria cavolinii* ♂, ältere Umbrella, *QS*, Vgr. 160; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 96. *Pennaria cavolinii* ♂, ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *rs* erweitertes oberes Ende eines Radialkanals mit einer Concretion (x), *sp* Spadix, *h* Hoden, *sb* Subumbrellarepithel.

Fig. 97. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, jüngste Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *ec* verdickter Scheitel des Ectoderms, *en* Kuppe des Entoderms, *t* rudimentäre Täniolen.

Fig. 98. *Tubularia mesembryanthemum* ♂, junge Medusenknospe, *LS*, rechts interradial, links radial, Vgr. 376; *gl* Glockenkern, *rs* Radialschlauch.

Fig. 99. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, junge Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *ae* Außenectoderm, *gl* Glockenkern, *rs* solide Enden der Radialschläuche.

Fig. 100. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *gl* Glockenkern mit der Anlage des Ovarium im Grunde, *rs* Radialschlauch, *sp* Spadixplatte, *t* rudimentäre Täniole.

Fig. 101. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, ältere Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *rs* Radialschlauch, *sb* Subumbrellarepithel, *ec′* Ectoderm des Manubrium, *sp* Spadix.

Fig. 102. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, etwas ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 156; *rw* Randwulst, *sb* Subumbrellarepithel, *gl* Glockenhöhle, *ec′* Ectoderm des Manubrium mit Eizellen, *mb* nach außen durchgebrochenes Ende des Manubrium.

Fig. 103. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, mittelgroße Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *rs* Radialschlauch, *ec′* Ectoderm des Manubrium mit Eizellen, *sp* Spadix, *t* Täniole.

Fig. 104. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, Medusenknospe, *QS*, Vgr. 312; *rs* Radialschläuche, *rs′* ihre interradiale Verbindung, *sb* Subumbrellarepithel, *ec′* Ectoderm des Manubrium, *sp* Spadix.

Fig. 105. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, etwas jüngere Medusenknospe, *QS*, Vgr. 312; *rs*, *rs′*, *sb* wie vorher.

Fig. 106. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, jüngere Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *ae* Außenectoderm, *mg* Magenentoderm, *t* Täniolen.

Fig. 107. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, ältere Medusenknospe, *QS*, Vgr. 312; *ec′* Ectoderm des Manubrium mit dem Ovarium, *sb* Subumbrellarepithel, *rw* Randwulst, *en* Entoderm der Lappen *l*.

Fig. 108. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, noch ältere Medusenknospe,

QS, Vgr. 312; *ae* Außenectoderm, *l* Lappen der Randwülste, *en* innere Entodermschicht, *en′* ihre Fortsätze in die Lappen, *sb* Subumbrellarepithel, *sp* Spadix.

Fig. 109. *Tubularia mesembryanthemum* ♂, reife Medusenknospe, *LS*, Vgr. 312; *ae* Außenectoderm, *en* erweiterte Enden der Radialschläuche, *sb* Subumbrellarepithel, *o* Öffnung der Glocke, *ec′* Ectoderm des Manubrium, *h* Sperma, *sp* Spadix.

Fig. 110. *Tubularia mesembryanthemum* ♂, halbreife Medusenknospe, *LS* seitlich vom Scheitel, Vgr. 312; *ae, en, sb, o, ec′, h, sp* wie vorher.

Fig. 111. *Corydendrium parasiticum* ♀, Stamm, *LS*, Vgr. 156; *h* Hydranthenknospe, *en* Entoderm des Stammes.

Fig. 112. *Corydendrium parasiticum* ♀, junger Gonanth, *LS*, Vgr. 156; *en* Entoderm, *ei* Eizellen.

Fig. 113. *Corydendrium parasiticum* ♀, Stamm, *LS*, Vgr. 156; *k* Knospe, *ei* Eizellen im Entoderm des Stammes.

Fig. 114—116. *Corydendrium parasiticum* ♀, Entoderm des Stammes mit in der Bildung begriffenen Eizellen, stark vergrößert.

Tafel VI.

Fig. 117. *Eudendrium rameum* ♀, Gonanth, *LS*, Vgr. 312; *ec* Ectoderm, *en* Entodermschlauch, *ei* Eizelle, *g* Grenzlamelle.

Fig. 118. *Eudendrium rameum* ♂, Gonanth, *LS*, Vgr. 312; *en* Entodermschlauch mit der Hodenmasse *h*.

Fig. 119. *Eudendrium rameum* ♂, Gonanth, *LS*, Vgr. 312; *en*, *h* wie vorher.

Fig. 120. *Eudendrium rameum* ♂, Gonanth, *LS*, Vgr. 312; *h* Hoden vom Entoderm (*en*) getrennt.

Fig. 121. *Eudendrium racemosum* ♂, Gonanth, *LS*, Vgr. 312; *h* erster ringförmiger Hoden, vom Entoderm (*en*) halb getrennt. *h′* zweiter einseitiger Hoden.

Fig. 122, 123. *Dicoryne conferta* ♀, junge Gonanthenknospen, *LS*, Vgr. 440; *ei* Eizelle im Ectoderm.

Fig. 124—126. *Dicoryne conferta* ♀, ältere Gonanthenknospen, *QS*, Vgr. 440; *ei* 1—3 Eizellen im Ectoderm.

Fig. 127. *Dicoryne conferta* ♀, Gonanth, *LS*, Vgr. 312; wie vorher.

Fig. 128. *Hydractinia echinata* ♂, jüngste Gonanthenknospe, *LS*, Vgr. 440; *en* Entoderm mit dunklen Spermatoblasten.

Fig. 129. *Hydractinia echinata* ♂, Gonanthenknospe, *LS*, Vgr. 440; *en* wie vorher, *ec* verdickter Scheitel des Ectoderms.

Fig. 130. *Hydractinia echinata* ♂, junger Gonanth, *LS*, Vgr. 440; *en* wie vorher, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm.

Fig. 131. *Hydractinia echinata* ♂, junger Gonanth, *LS*, Vgr. 440; *ie* Innenectoderm noch nicht getrennt vom Außenectoderm *ae*.

Fig. 132. *Hydractinia echinata* ♂, Gonanth, *LS*, Vgr. 440; *en* Entoderm mit Spermatoblasten, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm mit Deckschicht.

Fig. 133. *Hydractinia echinata* ♂, Gonanth, *QS*, Vgr. 440; *h* Hoden, unten noch mit dem Entoderm zusammenhängend, oben von ihm getrennt, *ie* Innenectoderm ohne deutliche Trennung beider Schichten.

Fig. 134. *Hydractinia echinata* ♂, älterer Gonanth, *LS*, Vgr. 440; *h* Hoden vom Entoderm (*en*) getrennt und vom Innenectoderm (*ie*) durchsetzt.

Fig. 135. *Hydractinia echinata* ♂, Stück eines älteren Hodens, stark vergrößert; *sp* Sperma, *f* Füllgewebe.

Fig. 136—138. *Hydractinia echinata* ♀, Gonanthen, *LS*, Vgr. 440; *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm nur teilweise zweischichtig, *ei* Eizellen im Entoderm.

Fig. 139. *Hydractinia echinata* ♀, Gonanth, *QS*, Vgr. 440; *ae* Außenectoderm, *ei* Eizellen vom Innenectoderm (*ie*) umschlossen, *en* Entodermschlauch.

Fig. 140. *Hydractinia echinata* ♀, älterer Gonanth, *QS*, Vgr. 440; Bezeichnung wie vorher.

Tafel VII.

In allen Figuren Vgr. 312.

Fig. 141. *Coryne pusilla* ♀, jüngste Gonanthenknospe, *LS*; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm mit verdickter Kuppe.

Fig. 142. *Coryne pusilla* ♀, Gonanth, *LS*; *en* Entoderm, *pe* Parentoderm, *de* Deckepithel.

Fig. 143. *Coryne pusilla* ♀, älterer Gonanth, *LS*; *en* Entoderm mit einer Eizelle (*ei*), *pe* Parentoderm mit Eizellen, *de* Deckepithel.

Fig. 144. *Coryne pusilla* ♀, zwei Längsdurchschnitte eines gleichen Gonanthen; *en* Entoderm, *ei* Eizellen, *pe* Parentoderm, *de* Deckepithel.

Fig. 145. *Coryne pusilla* ♀, älterer Gonanth, *LS*; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 146. *Coryne pusilla* ♀, noch älterer Gonanth, *LS*; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 147. *Coryne pusilla* ♀, Stück aus einem reifen Gonanthen; *ec* Ectoderm, *ei* Eizellen, *pe* Parentoderm, *x* Kerne von Nährzellen.

Fig. 148. *Clava multicornis* ♀, junge Gonanthenknospe, *LS*; *ec* Ectoderm, *ie* Anlage des Innenectoderm, *en* Entoderm, *ei* Eizellen.

Fig. 149. *Clava multicornis* ♀, junger Gonanth, *LS*; *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *en* Entoderm mit Eizellen.

Fig. 150. *Clava multicornis* ♀, dass.; *az* Anlage der Außenzone, sonst wie vorher.

Fig. 151, 152. *Clava multicornis* ♀, dass.; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 153. *Clava multicornis* ♀, dass.; *ie* Innenectoderm, *az* Außenzone, *en* Entodermkuppe.

Fig. 154, 155. *Clava multicornis* ♀, zwei Durchschnitte desselben Gonanthen; *ie* Innenectoderm, *az* Außenzone, die Eizellen blieben außerhalb der Schnitte.

Fig. 156. *Clava multicornis* ♀, Gonanth, *LS*; *ie* Innenectoderm, *az* Außenzone, *en* Entodermkuppe.

Fig. 157. *Clava multicornis* ♀, dass., Schnitt in der Querebene; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 158. *Clava multicornis* ♀, steriler Gonanth, *LS*; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 159. *Clava multicornis* ♀, Gonanth, *LS* in der Querebene; *ie* Innenectoderm, *az* Außenzone.

Fig. 160. *Clava multicornis* ♀, älterer Gonanth, *LS*; *ie, az* wie vorher, *en* Entodermkuppe, *ei* Eizellen.

Fig. 161. *Clava multicornis* ♀, älterer Gonanth mit bloß einer Eizelle; *ie, az, en* wie vorher.

Fig. 162. *Clava multicornis* ♀, älterer Gonanth, *LS*; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 163. *Clava multicornis* ♀, Gonanth mit bloß einer Eizelle, etwas schräg geschnitten; *ie, az* wie vorher.

Fig. 164, 165. *Clava multicornis* ♀, zwei jüngere Gonanthen, *QS*; *en* Entodermkuppe zwischen den Eizellen zusammengedrückt.

Fig. 166. *Clava multicornis* ♀, älterer Gonanth, *QS*; *en* Entodermkuppe, *az* Außenzone.

Fig. 167—171. *Clava multicornis* ♀, Stufenreihe der Eibildung im Entoderm der Knospen und des Hydranthen.

Fig. 172, 173. *Clava multicornis* ♂, junge Gonanthen, *LS*; *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *az* Außenzone, *en* Entoderm.

Fig. 174, 175. *Clava multicornis* ♂, etwas ältere Gonanthen, *LS*; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 176. *Clava multicornis* ♂, älterer Gonanth, *LS*; *az* Außenzone, *ie* Innenectoderm = Hodenanlage.

Tafel VIII.

Alle Figuren beziehen sich auf *Cordylophora lacustris.*

Fig. 177, 178. Junge ♀ Gonanthen, *LS*, Vgr. 226; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ie* Anlage des Innenectoderms, *ei* Eizellen.

Fig. 179. Älterer ♀ Gonanth, *QS*, Vgr. 190; *ae* Außenectoderm, *en* Entodermröhren, *ie* Innenectoderm, *ei* Eizelle mit Resten von Nährzellen.

Fig. 180—182. Drei Querdurchschnitte desselben ♀ Gonanthen, Vgr. 190; *ae, en, ie, ei* wie vorher, *t* Täniolen, *mr* Rinnen des Basalkelchs.

Fig. 183. Junger ♂ Gonanth, *LS*, Vgr. 226; *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *en* Entoderm.

Fig. 184. Etwas älterer ♂ Gonanth, *LS*, Vgr. 226; *ae, ie* wie vorher, *en* erste Einkerbung des Entoderms.

Fig. 185. Noch älterer ♂ Gonanth, *QS*, Vgr. 226; *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *en* Entodermröhren.

Fig. 186. Stück eines reifen ♂ Gonanthen, stark vergrößert; *ae* Außenectoderm, *ie* Füllgewebe des Hodens mit einzelnen Spermatozoen (*sp*).

Fig. 187. Stück des reifenden Hodens, stark vergrößert; *sp* Spermatoblasten, *ie* Lacune mit Füllgewebe.

Fig. 188—190. Entodermbildung weiblicher Gonanthen, aus Schnittserien körperlich rekonstruiert, Vgr. 130; *bs* Basalkelch, *en* Entodermröhren, *ae* Kontur des Außenectoderms.

Fig. 191. Entleerter weiblicher Gonanth, ebenso rekonstruiert, Vgr. 130; *bs* Basalkelch, *en* Reste der Entodermröhren, *ae* Außenectoderm, *p* Periderm, *e* Embryonen.

Fig. 192. Entleerter weiblicher Gonanth, *LS*, Vgr. 130; *bs, en, ae* wie vorher, *ie* Reste des Innenectoderms.

Fig. 193. Letztes Rudiment eines weiblichen Gonanthen, *LS*, Vgr. 130; *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *en* Entoderm.

Fig. 194. Entodermschlauch eines jungen ♂ Gonanthen, rekonstruiert (s. Fig. 188ff.) Vgr. 130; *bs* Basalkelch, *en* Anlagen von Entodermröhren, *ae* Kontur des Außenectoderms.

Fig. 195—197. Gleiche Rekonstruktion von älteren ♂ Gonanthen, Vgr. 130; *bs* Basalkelch, *en* Entodermröhren und -schläuche, *ae* Kontur des Außenectoderms.

Fig. 198, 199. Hydranthenköpfchen, *QS*, Vgr. 190; *ec* Ectoderm, *t* Täniolen und *mr* Rinnen des Entoderms.

Tafel IX.

Alle Figuren beziehen sich auf *Sertularia argentea* ♀.

Fig. 200. Jüngstes Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm.

Fig. 201, 202. Eizellenbildung im Entoderm des Stammes, stark vergrößert.

Fig. 203. Junges Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte des Gonanthen, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm mit Eizellen.

Fig. 204. Älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *b* Bauchseite, *r* Rückenseite, *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *h* Hals des Gonanthen, *ks* Keimsack, *en* sein Entoderm mit Eizellen, *ie* Anlage des Innenectoderms, *m* erste Anlage des Mantels.

Fig. 205. Obere Hälfte eines Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *b, r, d, h, en* wie vorher, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm, *m* Mantel, *z* Randzähne der Gonotheca.

Fig. 206. Dass., Vgr. 113; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 207. Älteres Gonangium, *LS* aus zwei Schnitten kombiniert, Vgr. 113; *b, r, d, ae, ie, m, z* wie vorher, *h* Halsröhre, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *en* Entodermschlauch des abgeschnürten Keimsacks, *ei* Eizellen im Innenectoderm, *sp* Scheitelplatte des Außenectoderms, *gl* Gallerte in der Mantelhöhle.

Fig. 208. Reifes Gonangium, *LS*, die Halsröhre größtenteils außerhalb des Scheitels, Vgr. 113; *d* Rest der Deckenplatte, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *en* Entodermschlauch des Keimsacks, *ei* Eizellen im Innenectoderm (*ie*), *sp* Scheitelplatte, *gl* Gallerte, *z* Randzähne der Gonotheca.

Fig. 209. Obere Hälfte eines reifen Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *dk* Deckel des Gonangium, *z* Randzähne der Gonotheca, *d* Rest der Deckenplatte, *m* Mantel, *gl* Gallerte, *sp* ausgestülpte Scheitelplatte, *ks* Keimsack.

Fig. 210. Oberes Ende eines reifen Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *z* Randzähne der Gonotheca, *ac* Acrocyste, *ei* Eizelle durch die Scheitelplatte (*sp*) austretend, *ks* Keimsack.

Fig. 211. Dass., *LS*, Vgr. 113; *z, ac, ei, sp, ks* wie vorher, *dk* Deckel.

Fig. 212. Gonangium mit ungeteiltem Gonanthen, *LS*, Vgr. 130; *d* Deckenplatte, *h* Hals, *ks* Keimsack, *ei* Eizellen, *m* Mantel.

Fig. 213. Querdurchschnitt eines noch nicht abgeschnürten Keimsacks, Vgr. 130; *en* Entoderm mit Eizellen, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm, *m* Mantel, *x* ihre Vereinigung am Rücken.

Fig. 214. Querdurchschnitt eines älteren Gonangium, Vgr. 113; *m* Mantel, *h* Halsröhren-Entoderm, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *en* Keimsack-Entoderm, *ei* Eizellen.

Tafel X.

Fig. 215, 216. *Sertularia argentea* ♀, entleerte Gonangien, Vgr. 43; *g* Gonotheca, *ho* ihre Hörner, *ac* Acrocyste, *ks* Keimsack, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen.

Fig. 217. *Sertularia argentea* ♀, entleertes Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *ac* Acrocyste, *gl* Gallertstiel, *h* Halsröhre, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *ks* Entoderm des Keimsacks, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *m* Mantel, *g* Gonotheca, *z* ihre Randzähne.

Fig. 218. *Sertularia argentea* ♀, abnormer Hydranth, *LS*, Vgr. 113; *h* Hydrotheca, *st* Periderm des Polypenstammes, *b* Bruchsack des Hydranthen, *tl* Tentakel.

Fig. 219. *Sertularia argentea* ♀, normaler Hydranth, *LS*, Vgr. 113; *h* Hydrotheca mit dem Stamm verwachsen, *b* Bruchsack des Hydranthen, *m* Mantel.

Fig. 220. *Sertularia argentea* ♀, jüngste Hydranthenknospe, *LS*, Vgr. 113; *h* Hydrotheca, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm.

Fig. 221. *Sertularia argentea* ♀, etwas ältere Hydranthenknospe, *LS*, Vgr. 113; *h* Hydrotheca, *tl* Anlagen der Tentakel, *b* Bruchsack.

Fig. 222. *Diphasia fallax* ♀, junges Gonangium, *LS*, Vgr. 92; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *ec* Ectoderm, *ks* Entoderm des Keimsacks mit Eizellen, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen.

Fig. 223. *Diphasia fallax* ♀, etwas älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *d*, *ks*, *bs* (außerhalb des Schnittes) wie vorher, *ho* Hörner der Gonotheca, *ae* Außenectoderm des Keimsacks, *ie* Innenectoderm.

Fig. 224. *Diphasia fallax* ♀, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *ho* Hörner der Gonotheca, *d* ringförmiges Entoderm der Deckenplatte, *d′* ihr Ectodermzapfen, *ks* Entoderm des Keimsacks, *bs* Entoderm des Basalabschnitts, *ie* Innenectoderm, *ei* Eizellen, *ae* Außenectoderm.

Fig. 225. *Diphasia fallax* ♀, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *h* Entoderm der Halsröhre, *ks* Stiel des Keimsack-Entoderms, *ho*, *d*, *d′* (außerhalb des Schnittes), *bs*, *ie*, *ei*, *ae* wie vorher.

Fig. 226. *Diphasia fallax* ♀, älteres Gonangium, *LS* aus zwei Schnitten kombiniert, Vgr. 113; *ho* Hörner der Gonotheca, *d* ringförmiges Entoderm der Deckenplatte, *d′* ihr Ectodermzapfen (außerhalb des Schnittes), *ks* Entoderm des Keimsacks, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *ie* Innenectoderm, *ei* Eizellen, *ae* Außenectoderm.

Fig. 227. *Diphasia fallax* ♀, Gonangium, *QS*, Vgr. 113; *h* entodermale Halsröhre, *ks* Entoderm des Keimsacks, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *ei* Eizelle.

Fig. 228. *Diphasia fallax* ♀, Deckenplatte eines Gonanthen, *LS*, Vgr. 113; *d* Entoderm der Deckenplatte, *d′* ihr Ectodermzapfen, *g* Gonotheca.

Fig. 229. *Diphasia fallax* ♀, Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *g* Gonotheca, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *ei* Eizellen, *ks* Entoderm des Keimsacks.

Tafel XI.

Fig. 230. *Sertularella polyzonias* ♀, mittelgroßes Gonangium, *LS*, Vgr. 64; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *ks* Keimsack.

Fig. 231. *Sertularella polyzonias* ♀, großes Gonangium, *LS*, Vgr. 64; *g*, *d*, *ks* wie vorher, *h* Hals, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *en* Entoderm, *pe* Parentoderm.

Fig. 232. *Sertularella polyzonias* ♀, Entoderm des Basalabschnitts des Gonanthen mit jüngsten Eizellen, stark vergrößert.

Fig. 233. *Sertularella polyzonias* ♀, Wand eines Keimsacks, *LS*, stark vergrößert; *ec* Ectoderm, *en* einfaches Entoderm, *en′* geschichtetes Entoderm zwischen den Eizellen.

Fig. 234. *Sertularella polyzonias* ♀, Wand eines Keimsacks, *LS*, stark vergrößert; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *pe* Parentoderm, *ei* Eizelle mit Nährzellen.

Fig. 235, 236. *Sertularella polyzonias* ♂, zwei jüngere Gonangien, *LS*, Vgr. 64; *g* Gonotheca, *d* Entoderm der Deckenplatte, *ks* abgeschnürter innerer Keimsack.

Fig. 237. *Sertularella polyzonias* ♂, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 64; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *m* mantelähnliche Schicht.

Fig. 238. *Sertularella polyzonias* ♂, noch älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 64; *g*, *ec*, *en*, *m* wie vorher, *pe* Parentoderm.

Fig. 239. *Sertularella polyzonias* ♂, Querdurchschnitt des Keimsacks, stark vergrößert; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *pe* Inseln des Parentoderms.

Fig. 240. *Sertularella polyzonias* ♂, Querdurchschnitt des Keimsack-Ectoderms, stark vergrößert; *pe* Parentoderm noch im Zusammenhang mit dem Entoderm *en*, *pe′* Parentoderm vom Entoderm getrennt, *sp* Spermatoblasten.

Fig. 241. *Plumularia setacea* ♀, jüngstes Gonangium, *LS*, Vgr. 156; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm mit Eizellen.

Fig. 242. *Plumularia setacea* ♀, etwas älteres Gonangium, *QS*, Vgr. 156; *ec* Ectoderm mit Eizellen, *en* Entoderm.

Fig. 243. *Plumularia setacea* ♀, mittelgroßes Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *d* Deckenplatte, *ae* Außenectoderm, *sp* künftige Scheitelplatte, *ie* Innenectoderm mit Eizellen, *en* Entoderm.

Fig. 244. *Plumularia setacea* ♀, mittelgroßes Gonangium, *QS*, Vgr. 156; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 245. *Plumularia setacea* ♀, größeres Gonangium, *LS*, Vgr. 92; *b* Bauchseite, *r* Rückenseite, *g* Gonotheca, *d* Entoderm der Deckenplatte, *h* Entoderm des Halses, *en* Entoderm des Keimsacks, *ae* Außenectoderm, *sp* Scheitelplatte, *m* Mantelhöhle, *ie* Innenectoderm mit Eizellen (*ei*), *bs* Basalabschnitt des Gonanthen.

Fig. 246. *Plumularia setacea* ♀, beinahe reifes Gonangium. *LS*, Vgr. 92; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 247. *Plumularia setacea* ♀, obere Hälfte eines reifen Gonangium,

LS, Vgr. 92; *d* Rest der Deckenplatte, *sp* Scheitelplatte, *gl* Gallerte der Mantelhöhle, *gl′* äußerer Gallertfaden, *ie* Innenectoderm mit Eizellen (*ei*), *en* Entoderm des Keimsacks.

Fig. 248. *Plumularia setacea* ♀, vollreifes Gonangium, schwach vergrößert; *g* Gonotheca, *gl′* Gallertfaden, *ei* Eier, *ks* Reste des Keimsacks.

Tafel XII.

Fig. 249. *Plumularia echinulata* ♀, jüngstes Gonangium, *LS* am Stiel vorbei, Vgr. 113; *ec* Ectodermwucherung an der Bauchseite, *en* Entoderm mit Eizellen.

Fig. 250. *Plumularia echinulata* ♀, Gonangium, *LS* am Stiel vorbei, Vgr. 113; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *h* Hals, *ks* Keimsack, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm, *m* Mantel, *ei* Eizellen außerhalb des Entoderms (*en*).

Fig. 251. *Plumularia echinulata* ♀, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *g*, *d*, *h*, *ks*, *bs*, *ie*, *ae*, *m*, *en* wie vorher, Eizellen innerhalb des Innenectoderms.

Fig. 252. *Plumularia echinulata* ♀, Gonangium, *QS*, Vgr. 113; *g*, *ie*, *ae*, *m*, *en* wie vorher, *r* Rückenseite.

Fig. 253. *Plumularia echinulata* ♀, großes Gonangium, *LS*, Vgr. 92; *x* Hörner der Gonotheca, *d* Deckenplatte, *h* Halsröhre, *ks* Keimsack, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *ie* Innenectoderm mit Eizellen, *ae* Außenectoderm, *m* Mantel.

Fig. 254. *Plumularia echinulata* ♀, reifes Gonangium, *LS*, Vgr. 92; *x*, *d*, *bs* wie vorher, *r* Rudimente des Keimsacks, *e* Embryonen.

Fig. 255. *Plumularia echinulata* ♂, jüngeres Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *d* Deckenplatte, *ks* Keimsack, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *sp* Hoden, *ec* Ectoderm, *m* Mantel.

Fig. 256. *Plumularia echinulata* ♂, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 92; *ks* ältester Keimsack, *ks′* jüngere Keimsäcke, *en* Entoderm, *sp*, *ec*, *m* wie vorher.

Fig. 257. *Plumularia frutescens* ♀, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 190; *d* Deckenplatte, *h* Halsröhre, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *en* Entoderm des Keimsacks, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm, *sp* Scheitelplatte, *gl* Gallerte, *m* Mantel.

Fig. 258. *Plumularia halecioides*, Hydranth, Vgr. 92; *br* Bruchsack des Hydranthen, *st* Stiel.

Fig. 259. *Aglaophenia myriophyllum* ♀, *a* Seitenzweig 1. Ordnung, *b* Seitenzweig 2. Ordnung, *hy* Hydranthen, schwach vergrößert.

Fig. 260. *Aglaophenia myriophyllum* ♀, Teil einer Corbula, schwach vergrößert; *r* normale Rippen, *r′* abnorme Rippe, *b* Seitenzweig 2. Ordnung, *hy* Hydranthen, *n* Nematophoren, *g* Gonangium, *ei* Eizellen.

Fig. 261. *Aglaophenia myriophyllum* ♀, junges Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *ec* Ectoderm, *d* Entodermast für die Deckenplatte, *ks* Entodermast für den Keimsack, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm.

Fig. 262. *Aglaophenia myriophyllum* ♀, obere Hälfte eines älteren Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *ec* Ectoderm, *d* Deckenplatte, *h* Entoderm der

Halsröhre, *ks* Entoderm des Keimsacks, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm, *m* Mantel, *m'* Mantelhöhle, *ei* Eizellen.

Fig. 263. *Aglaophenia myriophyllum* ♀, reifes Gonangium, Vgr. 43; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *h* Halsröhre, *e* Embryo.

Fig. 264. *Aglaophenia myriophyllum* ♀, älteres Gonangium, *QS*, Vgr. 130; *g* Gonotheca, *ec* Ectoderm, *h* Entoderm der Halsröhre, *en* Entoderm des Keimsacks, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm (+ Tunica).

Tafel XIII.

Fig. 265. *Aglaophenia pluma* ♂, erste Anlage eines Gonangium, *LS*, Vgr. 226; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm.

Fig. 266. *Aglaophenia pluma* ♂, junges Gonangium, *LS*, Vgr. 226; *sp* Spermatoblasten, *gr* primäre, *gr'* sekundäre Grenzlamelle.

Fig. 267. *Aglaophenia pluma* ♂, etwas älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 226; *ec* Ectoderm, *d* Entoderm der Deckenplatte, *h* Entoderm des Halses, *ks* Entoderm des Keimsacks, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm (+ Tunica), *sp* Hoden.

Fig. 268. *Aglaophenia pluma* ♂, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 226; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 269. *Aglaophenia pluma* ♂, distaler Teil eines noch älteren Gonangium, *LS*, Vgr. 226; *d* Entoderm der Deckenplatte, *ks* Entoderm des Keimsacks, *sp* Hoden, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm.

Fig. 270. *Aglaophenia helleri* ♀, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 190; *d* Entoderm der Deckenplatte, *h* Entoderm der Halsröhre, *en* Entoderm des Keimsacks, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm (+ Tunica), *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *ei* Eizellen.

Fig. 271. *Antennularia ramosa* ♀, junges Gonangium, *LS*, Vgr. 156; *b* Bauchseite, *r* Rückenseite.

Fig. 272, 273. *Antennularia ramosa* ♀, Gonangium, *LS*, Vgr. 156; *b* Bauchseite, *g* Gonotheca, *ec* Ectoderm, *d* Entoderm der Deckenplatte, *ks* Entoderm des Keimsacks, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm, *m* Mantel, *m'* Mantelhöhle, *ei* Eizellen.

Fig. 274. *Antennularia ramosa* ♀, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *ks* Entoderm des Keimsacks, *ie* Innenectoderm, *m* Mantel, *ei* Eizelle.

Fig. 275. *Antennularia ramosa* ♀, älteres Gonanginm, *LS*, Vgr. 130; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 276. *Antennularia ramosa* ♀, reifes Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *g* Gonotheca, *o* Öffnung des Gonangium, *ei* Ei, *r* Reste des Gonanthen.

Fig. 277. *Campanularia flexuosa* ♀, jüngste Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 376; *g* Gonotheca, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm.

Fig. 278. *Campanularia flexuosa* ♀, Entoderm des Gonanthen mit einer Eizelle, Vgr. 376.

Fig. 279. *Campanularia flexuosa* ♀, junge Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 376; *g* Gonotheca, *en* Entoderm des Gonanthen, *en'* Entoderm der Knospe, *ei* in die Knospe einwandernde Eizelle, *ec* Ectoderm, *m* Mantel.

Fig. 280. *Campanularia flexuosa* ♀, Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 376; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 281. *Campanularia flexuosa* ♀, Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 312; *en'*, *ec*, *m*, *ei* wie vorher, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm.

Fig. 282. *Campanularia flexuosa* ♀, ältere Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 190; *en* zweiästiger Entodermschlauch, *ec* Außen- und Innenectoderm vereinigt, *m* Mantel.

Fig. 283. *Campanularia flexuosa* ♂, junges Gonangium, *LS*, Vgr. 156; *st* Stiel des Gonangium, *d* Deckenplatte des Gonanthen, *k* seine Geschlechtsknospen, *ec* Ectoderm mit Spermatoblasten, *m* Mantel.

Fig. 284. *Campanularia flexuosa* ♂, Geschlechtsknospe, *QS*, Vgr. 312; *en* Entoderm, *ec*, *m* wie vorher.

Tafel XIV.

Fig. 285. *Halecium tenellum* ♂, jüngstes Gonangium, *LS*, Vgr. 156; *b* Bauchseite, *g* Gonotheca, *ec* Ectoderm, *d* Entoderm der Deckenplatte, *ks* Entoderm des Keimsacks.

Fig. 286. *Halecium tenellum* ♂, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 156; *g*, *ec*, *d*, *ks* wie vorher, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *sp* ringförmiger Hoden, *m* Mantel.

Fig. 287. *Halecium tenellum* ♂, noch älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 130; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 288. *Halecium tenellum* ♂, reifes Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *d* Deckenplatte, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *ks* Entoderm des Keimsacks, *sp* Hoden, *ec* Ectoderm, *m* Mantel, *gl* Gallerte.

Fig. 289. *Halecium tenellum* ♂, Stück des reifen Keimsacks, stark vergrößert; *en* Entoderm, *ec* Ectoderm, *sp* Sperma.

Fig. 290. *Halecium tenellum* ♀, Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *h* Entoderm der Halsröhre, *ks* Entoderm des Keimsacks, *bs* Entoderm des Basalabschnitts, *ec* Ectoderm des Keimsacks, *gl* Gallerte, *m* Mantel.

Fig. 291, 292. *Halecium tenellum* ♀, zwei Gonangien aus den Schnittserien körperlich rekonstruiert, unter Weglassung der Eizellen, Vgr. 113; *g* Gonotheca, *mr* Mantelröhren, *bs* Basalabschnitt, *en* Entodermschläuche des Keimsacks, *gl* Gallerte.

Fig. 293. *Halecium tenellum* ♀, Gonangium, *QS*, Vgr. 113; *g* Kanten der Gonotheca, *h* Halsröhre, *mr* Mantelröhren, *en* Entodermschlauch des Keimsacks, *ec* sein Ectoderm, *ei* Eizellen.

Fig. 294. *Campanularia verticillata* ♂, junges Gonangium, *LS*, Vgr. 156; *d* Entoderm der Deckenplatte, *ks* Entoderm des Keimsacks, *ec* Ectoderm, *m'* Mantelhöhle, *rr* Richtung des Durchschnittes Fig. 295.

Fig. 295. *Campanularia verticillata* ♂, junges Gonangium, schräger Durchschnitt in der Richtung *rr* Fig. 294, Vgr. 156; *d*, *ks*, *ec*, *m'* wie vorher, *sp* Spermatoblasten, *x* Rand der eingesenkten Endfläche.

Fig. 296. *Campanularia verticillata* ♂, Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *g* Gonotheca, *d* Entoderm der Deckenplatte, *h* Entoderm der Halsröhre, *ks* Entoderm des Keimsacks, *m* Mantel, *ec* Ectoderm des Keimsacks mit Spermatoblasten.

Fig. 297. *Campanularia verticillata* ♂, Gonangium, *QS*, Vgr. 113; *g*

Gonotheca, *h* Halsröhre, *m* Mantel, *en* Entodermröhren des Keimsacks, *ec* sein Ectoderm mit Spermatoblasten.

Fig. 298. *Campanularia verticillata* ♂, dass., tieferer *QS*, Vgr. 113; *en* Entodermschlauch des Keimsacks mit drei Rinnen und Täniolen, *g, h, m, ec* wie vorher.

Fig. 299. *Campanularia verticillata* ♂, distale Hälfte eines reifen Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *en* Entodermröhren des Keimsacks, *sp* Sperma, *f* Füllgewebe des Ectoderms, *m* Mantel.

Fig. 300. *Campanularia verticillata* ♀, Gonangium, *QS*, Vgr. 64; *g* Gonotheca, *m* Mantel, *h* Halsröhre, *ec* Ectoderm des Keimsacks mit Spalträumen (*sp*), *ei* Eizelle, *en* Entodermröhren des Keimsacks.

Fig. 301. *Campanularia verticillata* ♀, etwas älteres Gonangium, *QS*, Vgr. 64; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 302. *Campanularia verticillata* ♀, Gonangium, *LS*, Vgr. 64; *d* Deckenplatte, *gl* Gallerte, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *g, m, ec, sp, ei, en* wie vorher.

Fig. 303, 304. *Campanularia verticillata* ♀, Hydranthenköpfchen, *QS*, Vgr. 113; *hy* Hydrotheca, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm mit Rinnen und Täniolen.

Tafel XV.

Fig. 305, 306. *Campanularia verticillata* ♀, zwei Gonangien aus Schnittserien körperlich rekonstruiert unter Weglassen der Eizellen, Vgr. 64; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *h* Halsröhre, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *m* Mantel, *gl* Gallerte, *en* Entodermröhren des Keimsacks.

Fig. 307. *Campanularia hincksi* ♂, Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *d* Deckenplatte, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *m* Mantel, *mr* Mantelröhren, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm mit Spermatoblasten und einer kleinen Spalthöhle, *en* Radialschläuche.

Fig. 308. *Campanularia hincksi* ♂, Gonangium, frontaler *LS*, Vgr. 113; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *h* Halsröhre, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *m* Mantel, *mr* Mantelröhren, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *sp* Hoden, *go* Glockenhöhle, *en* Radialschläuche.

Fig. 309. *Campanularia hincksi* ♂, Gonangium, tiefer *QS*, Vgr. 190; *g* Gonotheca, *m* Mantel, *mr* Mantelröhre, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm mit Spermatoblasten, *en* Entodermschlauch mit Rinnen und Täniolen.

Fig. 310. *Campanularia hincksi* ♂, dass., *QS* weiter oben, Vgr. 190; *g, m, mr, ae* wie vorher, *ie* Innenectoderm, *sp* Hoden, *go* Glockenhöhle, *en* Radialschläuche.

Fig. 311. *Campanularia hincksi* ♂, älteres Gonangium, *QS*, Vgr. 190; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 312. *Campanularia hincksi* ♂, Hydranthenköpfchen, *QS*, Vgr. 113; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm mit Rinnen und Täniolen, *en'* Basen des Tentakel-Entoderms.

Fig. 313. *Campanularia calyculata* ♀, älteres Gonangium aus einer Schnittserie körperlich rekonstruiert, Vgr. 77; *g* Gonotheca, am Scheitel rinnenförmig eingebuchtet, *d* Deckenplatte, *mr* Mantelröhren, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *c* Cuticula der Medusenknospe, *en* Radialkanäle, *rw* Randwülste, *rk* Ringkanal, *ei* Eizellen, *go* Glockenhöhle, *ks* kleine Medusenknospe.

Fig. 314. *Campanularia calyculata* ♀, älteres Gonangium, *QS*, Vgr. 92; *g* Gonotheca, *m* Mantel, *mr* Mantelröhren, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *en* Radialkanäle, *go* Glockenhöhle, *ei* Eizellen.

Fig. 315. *Campanularia calyculata* ♀, junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *rw* Randwülste, *en* Radialschläuche mit Eizellen, *go* Glockenhöhle.

Fig. 316. *Campanularia calyculata* ♂, Basalabschnitt des Gonanthen, *QS*, Vgr. 130; *ec* Ectoderm, *en* Entodermschlauch mit Täniolen.

Fig. 317. *Campanularia calyculata* ♂, dass., etwas höher, *st* Stiel der jungen Medusenknospe.

Fig. 318. *Campanularia calyculata* ♂, dass., noch höher, *st* wie vorher, mit Täniolen, *m'* sekundäre Mantelhöhle, *st'* Stiel der alten Medusenknospe, *mr* Mantelröhren.

Fig. 319. *Campanularia calyculata* ♂, dass., *QS* durch die primäre Mantelhöhle *m''*, übrige Bezeichnung wie vorher.

Fig. 320. *Campanularia calyculata* ♂, junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *st* Stiel der jungen Knospe, *m* ihre Mantelhöhle, *st'* Siel der ältesten Medusenknospe, *m''* deren Mantelhöhle, *en* Radialschlauch, *gl* Glockenkern der jungen Knospe.

Fig. 321. *Campanularia calyculata* ♂, etwas ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *m'* Mantelhöhle, *en* Radialschläuche, *go* Glockenhöhle, *rw* Randwülste, *v* Velum, *ks* jüngste Knospenanlage.

Fig. 322. *Campanularia calyculata* ♂, junge Medusenknospe, *QS*, Vgr. 226; *m'* sekundäre, *m''* primäre Mantelhöhle, *mr* Mantelröhren, *ae* Außenectoderm, *go* Glockenhöhle, *en* Radialschläuche.

Fig. 323. *Campanularia calyculata* ♂, Medusenknospe, *QS*, Vgr. 226; *ae*, *go*, *en* wie vorher, *u* Umbrellarplatten.

Fig. 324. *Campanularia calyculata* ♂, Medusenknospe, Magengegend, *QS*, Vgr. 226; *r* Magenrinnen, *sb* Subumbrellarzipfel.

Fig. 325. *Campanularia calyculata* ♂, dass., *QS*, Vgr. 226; *ae* Außenectoderm, *go* Glockenhöhle, *en* Radialschläuche (-kanäle), *u* Umbrellarplatten.

Tafel XVI.

Alle Figuren beziehen sich auf *Gonothyraea loveni*.

Fig. 326. Jüngstes weibliches Gonangium, *LS*, Vgr. 226; *st* Stiel, *go* eigentliches Gonangium, *en* Entoderm mit Eizellen.

Fig. 327. Weibliches Gonangium über dem Stiel, *LS*, Vgr. 226; *g* Gonotheca, *d* Entoderm der Deckenplatte, *ks* jüngste Geschlechtsknospe, *m* Mantel.

Fig. 328. Junge weibliche Geschlechtsknospe, *QS*, Vgr. 226; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm mit Eizellen, *m* Mantel.

Fig. 329. Weibliches Gonangium, *LS*, Vgr. 226; *g* Gonotheca, *d* Entoderm der Deckenplatte, *ks* Geschlechtsknospe, *m* Mantel, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm der Knospe mit Eizellen.

Fig. 330. Weibliches Gonangium, *LS*, Vgr. 226; *g* Gonotheca, *d* Entoderm der Deckenplatte, *a*, *b* zwei Geschlechtsknospen, *ec* Ectoderm, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *m* Mantel.

Fig. 331. Älteres weibliches Gonangium, *LS*, Vgr. 226; die obere Hälfte des Gonanthen ist außerhalb des Schnittes geblieben, und ihr Kontur durch punktierte Linien angedeutet. *g* Gonotheca, *a*, *b*, *c* drei Geschlechtsknospen, *en* Entoderm, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *tp* Tentakelplatte, *m* Mantel.

Fig. 332. Oberes Ende eines männlichen Meconidium, *LS* außerhalb des Scheitels, Vgr. 226; *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *tp* Tentakelplatte, *tl* Tentakel.

Fig. 333. Etwas jüngeres männliches Meconidium, *LS* durch den Scheitel, Vgr. 226; *ae* eingesenkter Scheitel des Außenectoderms, *ie* Innenectoderm, *tp* verdickter Rand der Tentakelplatte, *m* Mantel.

Fig. 334—336. Drei Querdurchschnitte durch die obere Hälfte (334), die Mitte (335) und die Basis (336) eines weiblichen Meconidium, Vgr. 160; *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *ei* Eizellen, *en* Entodermröhren, *t* Täniolen des ungeteilten Entodermschlauchs.

Fig. 337. Querdurchschnitt eines weiblichen Meconidium, Vgr. 160; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 338. Junges weibliches Meconidium, *QS*, Vgr. 226; *ae* verdickter Ring des Außenectoderms um die Öffnung *o*, *tp* verdickter Rand der Tentakelplatte, *m* Mantel, *ie* Innenectoderm, *en* seitlicher Anschnitt des Entodermschlauchs.

Fig. 339. Männliche Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 364; *m* Mantel, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm mit gesonderten Spermatoblasten (*sp*) und mit in Entstehung begriffenen Spermatoblasten (*sp'*).

Fig. 340. Etwas ältere männliche Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 364; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 341. Seitlicher Längsdurchschnitt einer männlichen Geschlechtsknospe, Vgr. 364; *m* Mantel, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *en'* Entodermstränge zwischen den Spermatoblasten *sp*.

Fig. 342. Etwas ältere männliche Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 364; *m* Mantel, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *en* Entoderm, *en'* Entodermballen und Entodermstrang zwischen den Spermatoblasten *sp*.

Fig. 343. Ältere männliche Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 364; *m*, *ae*, *ie*, *en*, *en'*, *sp* wie vorher, *tp* Tentakelplatte.

Fig. 344. Entleertes und zusammengezogenes männliches Meconidium, *LS*, Vgr. 364; *st* Stiel, *o* Öffnung des Meconidium, *ae* Außenectoderm, *tl* Tentakel, *tp* Tentakelplatte, *tp'* ihr verdickter hohler Rand, *ie* Innenectoderm, *sp* Spermareste, *en* zusammengeschrumpftes Entoderm.

Fig. 345. Jüngste männliche Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 364; *m* Mantel, *ec* Ectoderm mit Spermatoblasten (*sp''*) in seinem Scheitel, *en* Entoderm mit gesonderten Spermatoblasten (*sp*) und mit in Entstehung begriffenen Spermatoblasten (*sp'*).

Tafel XVII.

Fig. 346. *Gonothyraea loveni* ♂, Gonangium, *LS*, Vgr. 160; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *ge* Stamm des Gonanthen, *ks* Geschlechtsknospen mit Entodermschlauch (*en*), Hoden (*sp*) und Ectodermhüllen (*ec*), *m* Mantel.

Fig. 347. *Obelia geniculata*, junges Gonangium, *LS*, Vgr. 156; *st* Stiel

des Gonangium, *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *gn* Stamm des Gonanthen, *ks* Medusenknospen.

Fig. 348. *Obelia geniculata*, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 156; *g*, *d*, *gn*, *ks* wie vorher, *m* Mantel.

Fig. 349. *Obelia geniculata*, Gonanthenwand, *LS*, Vgr. 440; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm einer Knospenanlage, *m* Mantel.

Fig. 350. *Obelia geniculata*, jüngste Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *ec* Ectoderm, *en* Entodermschlauch, *m* Mantel.

Fig. 351. *Obelia geniculata*, dass., *LS*, Vgr. 440; *en* Anlagen der Radialschläuche, *gl* Glockenkernanlage, *m* Mantel.

Fig. 352. *Obelia geniculata*, junge Medusenknospe, ganz radialer *LS*, Vgr. 440; *en* Radialschläuche, *sp* Spadixplatte, *mg* Magen, *ae* Außenectoderm, *gl* Glockenkern, *m* Mantel.

Fig. 353. *Obelia geniculata*, andrer Durchschnitt derselben Knospe, links halb interradial, Bezeichnung wie vorher.

Fig. 354. *Obelia geniculata*, dritter Durchschnitt derselben Knospe, links ganz interradial, Bezeichnung wie vorher.

Fig. 355. *Obelia geniculata*, Glockenkern derselben Knospe, körperlich rekonstruiert, *sb* interradiale Zipfel, *ks* Kontur der Knospe.

Fig. 356. *Obelia geniculata*, junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *ae* Außenectoderm, *gl* Glockenkern, *en* Radialschläuche, *sp* Spadixplatte.

Fig. 357. *Obelia geniculata*, Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *ae* Außenectoderm, *gl* Ectoderm des Manubrium, *sb* Subumbrellarepithel, *en* Radialschlauch, *sp* Spadix.

Fig. 358. *Obelia geniculata*, Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *mg* Magen, *t* Täniolen und Rinnen, *sb* Subumbrellarepithel, links mit dem Außenectoderm (*ae*) zusammenhängend, rechts davon getrennt.

Fig. 359. *Obelia geniculata*, dieselbe Knospe, *QS*, Vgr. 440; *m* Mantel, *ae* Außenectoderm, *gl* Glockenkern, *en* Radialschläuche.

Fig. 360. *Obelia geniculata*, Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *ae* Außenectoderm, *en* Radialschläuche, *sb* Subumbrellarepithel, *mb* Manubrium.

Fig. 361. *Obelia geniculata*, Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *mg* Übergang des Magens in den Spadix, *en* Radialschlauch, *en'* Übergang einer Magenrinne in den Radialschlauch, *sb* Subumbrellarzipfel.

Fig. 362. *Obelia geniculata*, Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *mb* Manubrium, *en* Radialschläuche, *m* Mantel.

Fig. 363. *Obelia geniculata*, Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *mb* Manubrium, *en* Radialschläuche, *t* Tentakel.

Fig. 364. *Obelia longissima* ♀, Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *ae* Außenectoderm, *go* Glockenhöhle, *sp* Spadix, *en* Radialschläuche angeschnitten, *ei* Eizellen, *sb* Subumbrellarzipfel.

Fig. 365. *Obelia longissima* ♀, Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *ae* Außenectoderm, *mg* Magen mit Täniolen und Rinnen, *ei* Eizellen, *sb* Subumbrellarzipfel.

Fig. 366. *Obelia longissima* ♀, Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *sp* Spadix mit Eizellen, *en* Radialschläuche (-kanäle), *u* Umbrellarplatten, *sb* Subumbrellarzipfel.

Fig. 367. *Obelia longissima* ♀, Hydranthenköpfchen, *QS*, Vgr. 376; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm mit Täniolen und Rinnen.

Tafel XVIII.

Fig. 368. *Obelia dichotoma*, Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *mb* proximale Hälfte des Manubrium, *mb'* seine distale, außerhalb des Schnittes gelegene Hälfte, *t* Anschnitt einer Täniole des Spadix, *u* Umbrellarplatte, *sb* Subumbrellarzipfel, *tl* Tentakel, *st* Statolithenbläschen.

Fig. 369. *Obelia longissima* ♀, Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *mg* Magen, *rs* Radialkanal, *rk* Ringkanal, *u* Umbrellarplatte, *sb* Subumbrellarepithel, *ae* Außenectoderm, *tl* Tentakelbasis.

Fig. 370—374. *Obelia geniculata*, freie weibliche Meduse, fünf Querdurchschnitte durch Radialkanal und Ovarium, Vgr. 376; *rs* Radialkanal, *u* Umbrellarplatte, *ov* entodermaler Ovarialschlauch, *sb* Subumbrellarepithel, *sb'* seine Fortsetzung auf das Ovarium, *x* Ende der Mündung des Radialkanals in den Ovarialschlauch, *y* gemeinsame entodermale Decke beider, *ei* Eizellen.

Fig. 375. *Obelia longissima* ♀, junge Meduse aus dem Gonangium, *LS*, Vgr. 440; *mb* proximale Hälfte des Manubrium, *mb'* seine distale Hälfte, *mg* Magen, *rs* Radialkanal, *tl* Tentakel, *ei* Eizellen im Spadix.

Fig. 376. *Obelia longissima* ♀, etwas ältere Meduse aus dem Gonangium, *LS*, Vgr. 376; *mb*, *mb'*, *mg*, *rs*, *tl* wie vorher, *o* Mund, *ov* Ovarium.

Fig. 377. *Obelia longissima* ♀, Meduse aus dem Gonangium, *QS* des Manubrium, Vgr. 440; *ec'* Ectoderm des Manubrium, *t* Täniolen des Spadix, *ov* Ovarium.

Fig. 378. *Obelia longissima* ♀, fertige Meduse aus dem Gonangium, von der Oralseite, Vgr. 226; *mb* proximale Hälfte des Manubrium, *mb'* seine distale Hälfte mit dem Mund, *ov* Ovarium, *tl* Tentakel, *tb* Tentakelbläschen, *st* Statolithenbläschen.

Fig. 379. *Clytia johnstoni*, junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *m* Mantel, *ec* Ectoderm, *en* Kuppe des Entoderms, *rs* seitliche Zipfel der Lichtung.

Fig. 380. *Clytia johnstoni*, etwas ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *m* Mantel, *ec* Ectoderm, *en* Kuppe des Entoderms, *rs* Anlage von Radialschläuchen.

Fig. 381. *Clytia johnstoni*, Querdurchschnitt durch die Kuppe einer Medusenknospe, Vgr. 376; *rs* die zwei längeren Radialschläuche.

Fig. 382. *Clytia johnstoni*, tieferer Querdurchschnitt derselben Knospe, Vgr. 376; *rs* die zwei längeren, *rs'* die zwei kürzeren Radialschläuche, *gl* Glockenkern mit etwas Füllgewebe in seiner Höhle.

Fig. 383. *Clytia johnstoni*, mittlerer Längsdurchschnitt einer Medusenknospe, Vgr. 376; *m* Mantel, *gl* Anlage des Glockenkerns, *rs'* die zwei kürzeren Radialschläuche.

Fig. 384. *Clytia johnstoni*, seitlicher Längsdurchschnitt derselben Knospe, Vgr. 376; *m* Mantel, *gl* interradialer Zipfel der Glockenkernanlage, *rs* längerer Radialschlauch, *rs'* Anschnitt eines kürzeren Radialschlauchs.

Fig. 385. *Clytia johnstoni*, die drei Radialschläuche der beiden vorigen

Durchschnitte in eine Ebene projiziert, *rs* längerer Radialschlauch. *rs'* kürzerer Radialschlauch.

Fig. 386. *Clytia johnstoni*, Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *ae* Außenectoderm, *gl* Glockenkern mit Resten eines Füllgewebes in seiner Höhle, *rs* Radialschlauch, *st* Knospenstiel.

Fig. 387. *Clytia johnstoni*, ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *rw* Randwulst, *gl* Glockenkern, *rs* Radialschlauch, *st* Stiel der Knospe.

Fig. 388. *Clytia johnstoni*, ältere Medusenknospe mit nur drei Radialschläuchen, *QS*, Vgr. 376; *ae* Außenectoderm, *gl* Glockenhöhle, *rs* Radialschlauch, *u* Umbrellarplatte.

Fig. 389. *Clytia johnstoni*, ältere Medusenknospe, *QS* durch die ungleichen Randwülste.

Fig. 390. *Clytia johnstoni*, weit entwickelte Medusenknospe, *LS*, links radial, rechts interradial, Vgr. 312; *rw* kleiner, *rw'* großer Randwulst, *v* Anlage des Velum, *gl* Glockenhöhle, *sp* Spadix, *mg* Magen, *rs* Radialschlauch, *u* Umbrellarplatte, *rk* Ringkanal.

Sachregister.

Acrocyste 112, 119, 135, 154, 155, 194, 219 s. Gallerte.
Actinaea 290.
Actinula 289—291.
Aegineta 289.
Agastra 201—204, 270, 271.
Aglaophenia 127, 148, 150, 152, 170, 250, 256, 259, 268—270, 297.
— helleri 159, 160, 164, 165.
— myriophyllum 158—166.
— pluma 157, 159, 164—166, 274.
Aglaura 289.
Ammen 305.
Antennularia 127, 148, 150, 152, 170, 250, 259, 268—270, 274.
— antennina 166, 167, 169.
— ramosa 164, 166—170.
Athecata 5—111, 278—283; Verwandtschaft mit den Thecaphora 125, 156, 283—289.
Außenectoderm der Medusenknospen 11, 15, 19, 27, 32, 34, 35, 39, 40, s. Exumbrellarepithel; A. der Gonanthen der Athecata 74, 76, 78, 99, 102; A. der sessilen Keimträger der Thecaphora 116, 131, 132, 147, 150—152, 163, 164, 166, 168, 181, 190, 207, 219, 226, 227, 263, 264; fehlend 181.
Außenkappe des Innenectoderms 83, 84, 87, 216, 217, 256, 280.

Basalabschnitt des Gonanthen 116.
Basalkelch 101, 278.
Bauchseite der Gonangien und ihrer Gonanthen 116.
Befruchtung 155, 171, 176, 203, 211, 219.
Biogenetisches Grundgesetz 252, 254, 265.
Blastostyl 6, 63, 64, 67, 70, 122, 263, 282; angebliche B. 78, 111, 114, 122, 123, 148, 193.
Bougainvillea 3, 39—42, 234, 263, 264, 279, 297, 300.
Brutraum 134.

Cänogenie 261, 262, 290.
Campanularia 263, 268, 269, 277, 295.
— angulata 204.
— calyculata 78, 177, 183, 186, 193—204, 212, 219, 224, 227, 235, 242, 263, 265, 270, 271, 276, 294, 295, 297, 302, 304.
Campanularia flexuosa 183, 198, 204—209, 211—213, 215, 216, 224, 250, 256, 259, 271—274, 277, 280, 293—295, 297.
— gelatinosa 239.
— hincksi 177, 184, 189—193, 197, 202, 227, 263—265, 270—273, 275, 276.
— verticillata 179—189, 191, 220, 227, 269, 271, 272, 274—280, 297.
Campanularidae 179, 193, 194, 199, 269, 273, 288.
Cladocoryne 250, 256, 280.
Clava 78—90, 109, 216, 217, 219, 222, 224, 227, 233, 250, 254—256, 273, 278, 280, 281, 293—295, 297, 302—305.
Clavidae 111.
Clytia 193, 245—247, 263, 264, 270—273, 276.
Corbula 157—162, 164, 165.
Cordylophora lacustris 78, 96—111, 152, 176, 182, 188, 227, 233, 250, 257, 258, 278—282, 295, 296, 301.
— pusilla 98.
Corydendrium 58—62, 250, 259, 278, 281—284, 293, 294, 296, 297, 300, 302, 307.
Corymorpha 3.
Coryne 2, 90—96, 250, 251, 254—256, 259, 261, 278, 280, 293, 295, 297, 301—303.
Craspedota 290, 291.
Cunina 289.
Cunoctantha 289.

Deckel der Gonangien 119, 150.
Deckenplatte 112, 115, 134, 141, 149, 150, 154, 156, 157, 167, 196, 208, 213, 220, 230, 284.
Deckepithel des Parentoderms 92, 94, 95.
Deckschicht des Innenectoderms 73.
Dendroclava 42—45, 263, 264, 279, 295, 307.
Determination der Keimzellen 32, 293, 294, 296.
Dicoryne 66—68, 278, 281, 293, 295, 296, 300, 302, 303.
Dimorphismus der Hydropolypen 281, 282, 301, 304, 305.
Diphasia fallax und rosacea 127, 128—135, 155, 156, 164, 170, 222, 233, 267—269, 274, 287, 295, 297.
— tamarisca 134.
Dynamena 111.

Eierstock s. Ovarium.
Eizellen, Vorgang ihrer Entstehung 59, 60, 92, 113, 139, 237, 242; ectodermale Herkunft der E. 21, 45—48, 56, 62, 63, 67, 99, 210, 212; ihr Übertritt ins Entoderm 21, 63, 212; ihre entodermale Herkunft 59, 60, 63, 80, 81, 92, 113, 129, 139, 140, 145, 151, 159, 166, 171, 195, 200, 204, 206, 237, 240—244; im Entoderm bleibend 61, 64, 86, 92, 142, 206, 238, 297; ins Ectoderm verlagert 38, 39, 41, 75, 117, 130, 146, 151, 168, 214, 218, 274; angebliche E. 81; verirrte und abortive E. 26, 31, 48, 63, 80, 82, 90, 120, 121, 159—162, 195, 201, 206, 212, 297; s. Keimstätte und Wanderung der Keimzellen.
Entodermbecher, -kelch s. Entodermlamelle.
Entodermhöhlen ausgefüllt 46, 49, 137.
Entodermlamelle 2—4, 10, 36, 39, 42, 43, 46, 51, 69, 72, 76, 79, 84, 94, 178, 194, 195, 197, 199, 201, 205, 208, 210, 211, 216, 217, 225, 226, 229, 233, 240, 255—258, 264, 279, 289.
Entodermröhren s. Entodermschläuche.
Entodermschläuche der nicht medusoiden Keimträger 101, 104—109, 176, 180—182, 186, 187, 190, 192, 193, 207, 209, 215, 218, 227, 228, 272, 273, 276; ihre Zahl 176, 180, 186, 190, 199, 209, 215, 246, 271; homolog den Radialschläuchen 109, 187, 207, 215; Bedeutung für den Medusenbau 272, 273, 276.
Eucopella 78, 194, 195, 197, 200—202, 204, 264, 265, 271, 297.
Eudendrium racemosum und rameum 62—66, 68, 172, 211, 250, 259, 278, 281, 282, 295, 297, 300—202.
— andre Arten 63.
Exumbrellarepithel 94, 127, 198, 227, 233, s. Außenectoderm.

Fixierung von Bildungen 33, 144, 274, 280, 282, 302.
Formbedingungen 30—33, 143, 161, 193, 239, 276, 286, 296, 298.
Füllgewebe des Innenectoderms 74, 75, 92, 100, 101, 103, 117, 129, 146, 152, 153, 174, 218; des einfachen Ectoderms 152, 153, 162, 181; des Entoderms 138; des Glockenkerns 39, 44, 195, 247, 264.
Gallerte der Mantelhöhle 119, 135, 151, 154—156, 175, 176, 180, 182, 203, 219; der Umbrella 200.
Garveia 278.
Gefäßplatte 17, 18, s. Entodermlamelle.
Generationswechsel der Hydropolypen 304—307.
Geryonia 289.
Geschlechtsknospen der Thecaphora 205—217, 220—228; ihre Abstammung 209, 228, 268, 269, 287, 288, vgl. Keimsäcke.
Geschlechtsreife wechselt 37, 201.
Glockenhöhle (Subumbrellarhöhle) 13, 39, 44, 53, 195, 202, 218, 219, 234, 240, 247, 264, 275, 276.
Glockenkern 3, 5, 8, 13, 36, 39, 43, 44, 53, 69, 192, 193, 199, 202, 225, 227, 228, 232—234, 240, 246, 247, 254, 256—258, 261, 264—267, 271, 273—280, 290; Vergleich mit dem Innenectoderm 77, 78, 89, 109, 125—127, 149, 187, 188, 192, 193, 209, 218, 225, 227, 228, 256, 257, 273, 275—279; Abstammung 261, 266, 273, 276—278; Bedeutung für den Medusenbau 10, 265, 273; vgl. Füllgewebe des Glockenkerns.
Glockenkernmedusen 290.
Gonaden 53, 55, 57, 92, 142, 193, s. Ovarium, Spermarium.
Gonangium 111, 114, 122, 128, 135, 145, 150, 151, 157, 159, 162, 165, 167, 172, 175, 176, 179, 182, 189, 195, 205, 208, 211, 213, 230, 267; verglichen mit den Gonanthen der Athecata 125, 156, 157, 165, 284; vgl. Gonanth, Gonotheca.
Gonanth der Athecata 58—62, 64—68, 70—78, 82—96, 99—111, 278—282, 287; der Thecaphora 114—157, 162—189, 193—198, 205, 206, 213, 214, 230, 231, 245, 267, 268, 269, 287; ihre Verwandtschaft 125, 156, 157, 171, 284; Abstammung von Hydranthen 59, 62, 111, 114, 124, 125, 148, 171, 176, 257—260, 269, 281, 282, 302; Verwandlung in Hydranthen 111, 176.
Gonanthenknospen s. Geschlechtsknospen.
Gonophor 58, 111.
Gonophorenhülle 147, 148, 208.
Gonotheca 111, 125, 145, 150, 162, 165, 167, 171, 230, s. Gonangium.
Gonothyraea 198, 203, 210—229, 250, 256, 268, 271—275, 277, 280, 282, 293—297, 302, 303.
Grenzlamellen 11, 14, 18, 64, 65, 68,

72—75, 87, 91, 92, 100, 102, 115, 116, 141, 165, 173, 174, 180, 182, 183, 205—208, 218, 222, 243.

Halecium 122, 150, 152, 180, 185, 233, 256, 268, 269, 271—274, 277, 280, 295, 297.
— halecinum 171.
— tenellum 171—179, 185, 188, 197.
Hals der Gonanthen 115.
Halsröhre der Gonanthen 118.
Heterocordyle 68, 250, 259, 281.
Hoden s. Spermarium.
Homoidie 95, 144, 188, 197, 253, 254, 262.
Homologie 78, 93—95, 126, 250—254, 260, 262, 270, 286.
Hybocodon 3.
Hydra 249, 281, 305, 307.
Hydractinia 69—78, 109, 216, 218, 222, 227, 233, 250, 254—256, 259, 273, 278, 280, 293, 295—297, 303.
Hydranth 10, 59, 62, 108, 123—125, 136, 170, 173, 178, 187, 192, 193, 198, 260, 266, 281, 282, 307.
Hydromedusen 5—58, 193—204, 229—248, Ursprung der H. 68, 260, 263, 265, 266, 269—271, 277—282, 298.
Hydropolypen s. Athecata, Thecaphora.
Hydrorhiza 195, 200.
Hypostom 260, 261, 266, 289—291.

Individualität, Wechsel der I. der Keimträger 270, 287—289.
Innenectoderm (Parectoderm) 71—78, 82—89, 95, 96, 99, 100, 102—109, 116, 125, 126, 129, 130, 146, 150—152, 163—166, 168, 181, 188, 190—193, 207, 209, 216, 218—220, 224—228, 233, 234, 273—280, 284—286; Ursprung des I. 104, 274, 279, 280, 288; Aushöhlung des I. 183, 191, 275, 280; Vergleich mit dem Glockenkern 77, 78, 89, 109, 125—127, 149, 192, 209, 216, 218, 227, 273, 275—280.
Instinkt 28—33, 134, 160, 162, 212, 239, 296—298.

Keimsack 115, 116, 118—127, 129—134, 136, 137, 143—157, 163, 164, 166, 168—170, 172—176, 178—192, 208, 256; innerer K. 133, 136, 164, 166, 169, 170; Herkunft des K. 124—126, 136, 148, 178, 257—260, 268, 269, 287; seine Verwandlung in eine Knospe 178, 180, 208, 287; s. Keimträger.
Keimstätte 20, 294—296, 300; ectodermal 21, 34, 35, 38, 42, 44—46, 48, 56, 57, 63, 67, 68, 82, 99, 103, 201, 202, 208, 223, 224, 240, 242—245, 294—296; entodermal 38, 41, 59, 60, 63, 71, 80, 81, 92, 93, 96, 113, 114, 129, 138—140, 142, 143, 145, 150, 151, 158, 159, 168, 171, 172, 179, 183, 200, 204—206, 210, 212, 220—222, 224, 237, 240, 242, 243, 294—296; in beiden Geschlechtern verschieden 38, 41, 42, 80, 82, 200, 201, 206, 208, 237, 240, 242, 294; zweifache K. 63, 82, 224, 245, 294, 303; s. Ei-, Samenzellen, Keimstätte-Verschiebung.
Keimstätte-Verschiebung 28, 29, 62, 143, 244, 254, 257—260, 292—304.
Keimträger 248—250, sessile K. der Thecaphora 267—278, der Athecata 278—283, 292.
Keimzellen s. Keimstätte, Ei-, Samenzellen.
Keimzone 20; Ausdehnung der Keimzone 48, 68, 71, 80, 90, 96, 139, 208, 223, 237, 293, 303; Verschiebung der K. 240—242, 302, 303.
Knospen 58, 59, 111, 122, 123, 126, 133, 147, 148, 169, 170; Ursprung der Geschlechtsknospen der Thecaphora 178, 180, 208, 268—270; s. Geschlechts-, Medusenknospen.
Knospenkern 5.
Knospungsprozeß 231.
Konvergenz s. Homoidie.
Korrelation 304.

Laomedea 194, 195.
Liriope 289.

Magen der Medusen 3, 46, 235.
Magenrinnen 7, 39, 43, 108, 182, 186, 187, 190, 199, 232, 266.
Mantel (Tunica) 117, 121, 137, 147, 153, 163, 164, 168, 174, 175, 177, 180, 189, 190, 195—199, 207, 208, 216, 220, 224, 231, 245.
Mantelhöhle 118, 151, 153, 156, 157, 164, 174, 175, 180, 189, 193, 195—199.
Mantelröhren 177, 190, 194, 196, 197, 201.
Manubrium 3, 13, 39, 40, 42, 55, 78, 94, 185, 194, 195, 211, 218, 227, 234—240, 247, 260, 261, 264—266; in Medusen fehlend 190—192, 201, 203, 204, 265, 271.
Margelopsis 291.
Meconidien 203, 210—212, 218—220, 226, 229.

Medusen s. Hydro-, Narco-, Trachomedusen, Trachylinen.
Medusenbau der Keimträger fehlt 61, 62, 65, 66, 68, 76—78, 89, 94, 95, 125, 126, 132, 148—150, 155, 146, 169, 174, 179, 185, 188, 189, 196, 197, 208, 209, 215—217, 226, 229, 250, 251, 256—260, 267—282; ist vorhanden 2—58, 109, 192, 193, 199, 230—247, 263—267, 270—273, 277—280.
Medusenglocke s. Umbrella.
Medusenknospen 265; der Athecata 2—58, 233, 234; der Thecaphora 193—203, 230—236, 238—240, 245—247.
Medusoid 46, 47, 50, 110.
Medusoidlamelle 69, s. Entodermlamelle.
Mesoderm 78, 126, 143.
Mund 19, 236, 260, 264—266.
Mundtentakel 19.
Muskeln 19, 91.

Nährzellen 47, 50, 58, 79, 91, 93, 99, 142, 145, 149, 210.
Narcomedusen 289—291.
Nematophoren 159.

Obelia 3, 198, 200, 229—245, 263, 264, 270—273, 276, 294, 296, 297.
— adelungi 240, 241, 245.
— dichotoma 229, 236, 237.
— flabellata 230.
— gelatinosa 239.
— geniculata 229, 237, 240—243, 293, 295.
— helgolandica 240, 241, 245.
— longissima 229, 234, 237—243, 293, 300, 302, 303.
— polystyla 239.
Ocellen 19.
Operculareila 250, 258.
Ovarium 23, 41, 45, 49, 50, 139, 154, 200, 219, 238, 239, 241—243.

Pachycordyle 229, 250, 256, 280.
Parallelreihen der Hydropolypen 280, 284.
Parasiten 81, 142.
Parectoderm s. Innenectoderm.
Parypha 51.
Pelagohydra 291, 292.
Pennaria 46—51, 250, 263, 293, 297, 303.
Periderm 15, 61, 67, 97, 125, 157, 165, 284.
Perigonimus 46, 47, 263.
Phylogenie der Geschlechtsindividuen 267—283; aller Hydropolypen 283—289.
Plumularia 127, 144—157, 165, 250, 256, 297.
— catharina 145.
— echinulata 145—150, 174, 185, 268, 270, 272—274, 293.
— fragilis 151.
— frutescens 148, 150, 151, 268.
— halecioides 145, 148.
— setacea 148, 150—157, 164, 170, 267, 269, 270, 274, 279, 281—284, 287.
Plumularidae 170, 172, 178, 179, 195, 256, 268, 270, 272, 273, 277, 288, 295.
Podocoryne 5—35, 44, 229, 237, 239, 263, 282, 295, 297, 300, 302, 304, 305.
Protohydra 281.
Pseudomeduse 229, 277.

Radialkanäle 17, 44, 194, 195, 197, 200, 211, 217, 220, 225, 229, 235, 239, 240, 258.
Radialschläuche 9, 36, 39, 43, 49, 53, 54, 109, 186, 187, 192, 193, 199, 209, 215, 216, 218, 227, 228, 232, 233, 235, 240, 245—247, 264—267, 271—273, 276, 278—280; ihre Bedeutung für den Medusenbau 10, 265, 272, 273.
Randwülste 15, 50, 54, 200, 240, 246, 247, 265.
Reifungsstätte 20, 96, 292, 297, 300; ectodermal 22, 38, 39, 41, 42, 45—48, 57, 68, 73, 75, 117, 130, 146, 151, 163—165, 168, 214, 218, 274, 297; entodermal 61, 64, 65, 86, 92, 142, 181, 201, 206, 238, 297.
Rhizogeton 111, 176.
Ringkanal 3, 16, 36, 44, 50, 194, 195, 200, 219, 235.
Rückbildung der Medusen 50, 54, 55, 202, 203, angebliche Rückbildung von Medusen 62, 65, 66, 68, 76—78, 89, 90, 93—95, 110, 111, 125, 132, 149, 156, 164, 169, 179, 189, 209, 228, 256—260, 268, 269, 275, 283; R. des Keimsacks 136, 143, 144, 156, 268.
Rückenseite der Gonangien und Gonanthen 116.

Samenzellen s. Spermatoblasten.
Scheitelplatte des Keimsacks 119, 151, 153, 154.
Sertularella 135—144, 156, 170, 250, 258, 280, 293, 295, 297, 301, 302.
Sertularia argentea 111—128, 170, 174, 216, 218, 222, 227, 233, 250, 256, 268, 273—275, 280, 293, 294, 297.

Sertularia pumila 111 ff.
Sertularidae 170, 172, 178, 179, 193, 256, 268, 270, 272, 273, 277, 288.
Siphonophoren 290, 291.
Solmundella 289.
Spadix der Medusenknospen 3, 13, 36, 46, 49, 53, 55, 234, 237, 239; angeblicher S. 66, 76, 78, 79, 85, 94, 97, 127, 128, 185—187, 210, 211, 216, 227, 256.
Spadixplatte 11, 24, 49, 53, 246.
Sperma 60,74, 162, 201, 226, s. Spermatoblasten.
Spermarium (Hoden) 33, 41, 42, 49, 50, 65, 69, 73, 74, 88, 93, 137—139, 173—175, 181, 190—193, 200, 211, 222, 223, 225, 226.
Spermatoblasten, Entstehung der S. 70, 71, 220, 221; ectodermal 33—35, 38, 42, 46, 48, 56, 59, 60, 82, 99, 103, 201, 211, 223, 224, 240, 242, 244, 274, 279; entodermal 71, 93, 138, 145, 150, 165, 172, 179, 208, 220, 221, 225; im Entoderm bleibend 65, 139, 173, 222; ins Ectoderm übertretend 72, 73, 165, 181, 190; zweifachen Ursprungs 220—224; abortive S. 182.
Stammesgeschichte s. Phylogenie.
Statolithenbläschen 200, 236.
Sterilität der Geschlechtsknospen 211—213, 220, 274.
Subumbrella 238—240, 289.
Subumbrellarepithel 13, 49, 53, 127, 192, 199—202, 234, 235.
Subumbrellarhöhle s. Glockenhöhle,
Subumbrellarzipfel 14, 19, 26, 32, 34—36, 38, 199, 233—235.
Syncoryne 2—4, 35—39, 93, 94, 229, 251, 263, 264, 279, 297, 300.
Systematik und Geschichte der Tiere 306.

Täniolen der sessilen Keimträger 108, 109, 181, 182, 186, 190, 198; der Hydranthen 10, 108, 186, 187, 192, 193, 198, 232, 266; der Medusenknospen 4, 7, 10, 39, 40, 43, 53, 57, 108, 109, 186, 198, 199, 232, 233, 235, 266; des Manubrium 19, 33, 40.
Teilungsprozeß 147, 270.
Tentakel 16, 40, 44, 55, 195, 200—203, 211, 219, 229, 236, 265.
Tentakelbläschen 236.
Tentakelplatte 216—220, 225, 226, 229, 256, 280.
Thamnocnidia 51.
Thecaphora 111—247, 267—278; Verwandtschaft mit den Athecata 125, 156, 282—289.
Trachomedusen 289, 290.
Trachylinen 289—291.
Tubularia mesembryanthemum 51—58, 110, 234, 250, 263, 264, 279, 289, 301.
— couthouyi 51.
— indivisa 54.
Tunica s. Mantel.

Umbrella (Medusenglocke) 20, 192, 197, 210, 211, 226—229, 257, 258, 260, 261, 265, 266, 291.
Umbrellarplatten 17—19, 36, 44, 199, 200, 235, 247.
Urkeimzellen 21, 56, 59, 60, 70, 114, 210, 243, 254, 293—295.

Velum 15, 16, 18, 36, 37, 40, 55, 200, 234, 236, 240, 247, 261.
Verwandtschaft der Hydropolypen s. Athecata, Thecaphora.
Verwandtschaft und Homologie 288.

Wanderung der Keimzellen 20—33, 35, 38, 41, 49, 61, 64, 65, 67, 71—73, 84, 86, 99, 113, 117, 129, 130, 134, 145, 151, 159—162, 165, 168, 173, 175, 181, 200, 213, 214, 231, 237—241, 260, 296—303.

Zweckmäßigkeit 161.

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Siebenundachtzigster Band

Drittes Heft

Mit 8 Tafeln und 30 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1907

Smithsonian Ins
AUG

Ausgegeben den 16. Juli 1907

Inhalt

Seite

Anton Köhler, Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. (Mit Taf. XIX—XX) 337

H. Micoletzky, Zur Kenntnis des Nerven- und Excretionssystems einiger Süßwassertricladen nebst andern Beiträgen zur Anatomie von Planaria alpina. (Mit Taf. XXI—XXIII) 382

Bernhard Dürken, Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. (Mit Taf. XXIV bis XXVI u. 30 Fig. im Text.) 435

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung　　Der Herausgeber

Wilhelm Engelmann.　　**Ernst Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig**

Soeben ist erschienen:

Das Kausalitätsprinzip der Biologie

von

Dr. med. **Friedr. Strecker**

Privatdozent in der Anatomie und Biologie und I. Assistent
am Kgl. anatomischen Institut der Universität Breslau

VIII u. 153 S. gr. 8. Geheftet ℳ 3.—

Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren.

Von

Anton Köhler

aus Limburg a. L.

Mit Tafel XIX—XX.

Vorliegende Arbeit wurde von mir während meiner Studienzeit begonnen, während meiner Berufstätigkeit fortgeführt und beendet.

Herrn Professor Dr. E. KORSCHELT, der mich auf das Thema der Arbeit hinwies und diese selbst in jeder Weise förderte, auch als Berufspflichten die Fertigstellung der Arbeit sehr verzögerten, erlaube ich mir auch an dieser Stelle für das Wohlwollen, das er mir gezeigt hat, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Ebenso möchte ich es nicht unterlassen, auch den übrigen Herren des zoologischen Instituts der Universität Marburg für ihre freundliche Unterstützung und Förderung bei der Anfertigung meiner Arbeit aufs beste zu danken.

Zu der vorliegenden Arbeit hat die Inaugural-Dissertation von GROSS »Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage« die Anregung gegeben.

Überblickt man die Veröffentlichungen, die sich mit diesem Gegenstande befassen, so läßt die große Zahl der Arbeiten eine weitere Bearbeitung des Themas eigentlich ungerechtfertigt erscheinen. Aber fast heißt es hier, so viele Arbeiten, so viele verschiedene Resultate. Wenn nun auch die GROSSsche Arbeit das Verdienst hat eine Reihe von Fragen erledigt zu haben, so stehen sich doch noch in gar vielen Punkten die Meinungen der Autoren gegenüber. Schien also eine nochmalige Untersuchung des Ovariums der Hemipteren nötig, so erachtete ich es anderseits vorher für erforderlich die Gründe für die Verschiedenheiten der Resultate der Autoren aufzusuchen und dann erst unter Berücksichtigung dieser Gründe eine eigne Anschauung über die Verhältnisse zu entwickeln, bzw. dem einen oder andern der Autoren mich anzuschließen. Zwei Gründe lassen sich vor allem namhaft machen, um die verschiedenen Resultate der Autoren zu erklären.

Einmal ist meist viel zu altes Material den Untersuchungen zugrunde gelegt worden. Dann ist bei älteren Arbeiten mancher Irrtum durch die weniger entwickelte Technik verursacht worden.

Auf den ersten Punkt macht Gross aufmerksam. In viel schärferer Weise jedoch schon Heymons —freilich bei *Phyllodromia* — und ich kann mich für die von mir untersuchten Hemipteren seinem Resultate anschließen: »Die Bildung des Ovariums findet bereits auf embryonalen Stadien statt. Ich glaube sogar sagen zu dürfen, die Wandlung der Oogonien in Oocyten fällt noch in das embryonale Stadium, freilich an die Grenze[1].

Konservierung und Färbung des Materials müssen für manche Fragen (z. B. Feststellung der Zellgrenzen) völlig exakt und einwandfrei sein. Zur Unterscheidung und zum Nachweis verschiedener Substanzen ist die Anwendung verschiedener Reagentien wichtig. Auch die Schnittdicke ist für manche Fragen sehr wesentlich.

Das alles berücksichtigend, habe ich versucht eine zusammenfassende Darstellung zu geben über den Bau des Hemipterenovariums und über einige Vorgänge, die sich in demselben abspielen[2].

Material.

1. *Pentatoma baccarum*,
2. » *rufipes*,
3. » *nigricorne*,
4. *Pentatoma dissimile* L.[3],
5. *Asopus bidens*,
6. *Raphingaster griseus*,

---

[1] Bei *Dytiscus* findet nach Giardina diese Differenzierung erst viel später statt, und zwar bei dem ausgewachsenen Tier.

[2] Erst längere Zeit nach Abschluß der vorliegenden Untersuchungen erhielt ich die Arbeit von v. Wielowiejski: »Weitere Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Insektenovariums«. Von der Frage des protoplasmatischen Raumes und einigen damit zusammenhängenden Ergebnissen abgesehen, stimmen unsre beiderseitigen Resultate im wesentlichen überein. Diesbezüglich genügten also kurze Hinweisungen. In der Frage des protoplasmatischen Raumes konnte ich mich nicht von der Richtigkeit der v. Wielowiejskischen Ansichten überzeugen und halte daher meine Resultate aufrecht. Man vergleiche darüber die Abschnitte:

Methoden: S. 339.
Endkammer: S. 357—359.

[3] Ich habe *P. dissimile* und *P. cimex* wieder zusammen genommen, da ich in der Färbung alle Übergangsstadien von ganz grünen bis zu ganz roten Tieren finden konnte und die Eiröhren keinen Unterschied zeigten.

7. *Raphingaster haemorrhoidale,*
8. *Syromastes marginatus,*
9. *Pyrrhocoris apterus,*
10. *Lygaeus saxatilis,*
11. *Nepa cinerea,*
12. *Ranatra linearis,*
13. *Notonecta glauca,*
14. *Coriza* Geoffroy,
15. *Naucoris cimicoides,*
16. *Cercopis sanguinolenta.*

Von den meisten der Formen hatte ich jüngere und ältere Stadien. Larvenstadien konnte ich untersuchen von

Pentatoma dissimile,
» *nigricorne,*
Pyrrhocoris apterus.

Methoden.

Die Ovarien wurden in physiologischer Kochsalzlösung herauspräpariert und möglichst schnell konserviert. Zur Konservierung wurde Herrmannsche Lösung bevorzugt, die ausgezeichnete Resultate lieferte.

Als gut brauchbar erwies sich ferner noch Zenkersche Flüssigkeit. Eingebettet wurde im allgemeinen in Paraffin. Bei Objekten, die eine Orientierung wünschenswert erscheinen ließen, wurde Nelkenölkollodium verwendet. Die Schnittdicke betrug in der Regel 5 μ. Bei sehr kleinen Objekten mußte sie geringer sein. Bei alten Eiröhren waren Schnitte von 10—15 μ Dicke erforderlich und ausreichend. Um das Splittern des Dotters zu vermindern, wurde die Schnittfläche nach jedem Schnitt mit Mastix bepinselt. Als hinderlich beim Schneiden erwies sich fast ausschließlich der Dotter, nicht das Chorion. Versuche, den Dotter zu erweichen, führten zu keinem einwandfreien Resultate. Gefärbt wurden die Schnitte.

Für Zellfärbungen benutzte ich die Heidenhainsche Eisenhämatoxylinfärbung, die jede andre Färbung weitaus übertraf. Für bestimmte Verhältnisse zeigten sich dann auch andre Farbstoffe geeignet, so konnte ich namentlich für die Chorionbildung noch mit Erfolg anwenden Färbungen mit Thionin, Pikronikrosin, Safranin, Pikrin.

Die Arbeit von v. Wielowiejski nötigt mich, noch einige ergänzende Bemerkungen hinzuzufügen. Auch Alkoholkonservierung hatte ich versucht, mußte von dieser aber Abstand nehmen wegen der Veränderungen, die das Objekt erlitt. Wenn auch wie v. Wielowiejski richtig bemerkt, keine Quellungen eintraten, so doch bedeutende Schrumpfungen und Zerrungen, so daß sich ganz falsche Bilder ergaben. Ebensowenig brauchbar erwies sich Sublimatkonservierung wegen der auftretenden Quellungen. Bei diesem Sachverhalt ist es kaum glaublich, daß die Alkoholkonservierung die zuverlässigere sein soll, und daß die Resultate von Gross — und damit auch die meinen — auf mangelhafte Konservierung zurückzuführen seien.

1. Die Peritonealepithelhülle.

Die ganze Eiröhre, einschließlich des Eiröhrenstieles und des Endfadens, ist von einer Peritonealepithelhülle umgeben (Fig. 1). Die Breite des Peritonealepithels wechselt. Es pflegt da am breitesten zu sein, wo die Eiröhre am schmalsten ist. Bei Larven und jungen Tieren zeigen die Peritonealepithelzellen eine rundliche Gestalt und bilden eine mehrschichtige Zellage. Mit zunehmendem Wachstum des Tieres, und damit auch der Eiröhre, nimmt die Zahl der Schichten ab (Fig. 3 u. 2)[1]. Die Epithelzellen nehmen allmählich eine gestreckte Gestalt an, so daß man bei älteren Tieren nur noch eine einzige Schicht langgestreckter Zellen wahrnehmen kann (Fig. 8, 10, 12, 14, 15, 16). Daher schreibt auch Preusse: »Ihrer Form nach können sie rundlich oder oval, in andern Fällen jedoch mehr länglich sein.« Diese Veränderung des Peritonealepithels ist so zu erklären, daß die Eiröhre sich stark in die Länge streckt, während die Epithelzellen sich nur spärlich oder gar nicht vermehren. So flachen sich, dem Zuge folgend, die Epithelzellen und Epithelzellkerne ab. Die Vermehrung der Peritonealepithelzellen ist, wie schon bemerkt wurde, zur Zeit des Hauptlängenwachstums der Eiröhre, eine spärliche. Darüber schreibt Preusse: »Der erwähnte Befund von zweikernigen Zellen[2] legt es nahe, daß es sich ... um Amitose handelt. Weiterhin zeigen sich dann auch zuweilen Phasen der direkten Kernteilung. ... Jedoch mache ich darauf aufmerksam, daß dieses Verhalten selten ist.« Dann sagt er zusammenfassend: »Die Teilung geht noch am häufigsten auf amitotischem Wege vor sich, jedoch kommt, wenn auch dem Anschein nach recht selten, mitotische Teilung vor.«

Dem gegenüber erhielt ich folgende Resultate: Zweikernige Zellen fand ich nicht, ebensowenig Veränderungen, die auf eine Amitose der Zellen oder Zellkerne hinwiesen. Dagegen fanden sich Mitosen. Bei jungen Tieren und älteren Larven fand ich, wie auch Preusse, Mitosen nur verhältnismäßig selten. Es liegt das darin begründet — wie ich schon auseinandersetzte —, daß der Mehrbedarf an Zellen beim Wachstum der Eiröhre durch Verminderung der Zahl der Zellschichten gedeckt wird. Man erkennt daraus, daß fast der gesamte Bedarf an Peritonealepithelzellen auf einem sehr jugendlichen Stadium beschafft wird. Dort wird man dann auch lebhafte Zellteilungen erwarten dürfen. In der Tat finden sich denn auch bei jüngeren Larven verhältnismäßig häufig Mitosen im Peritonealepithel. Als Beispiel sei ein Ovarium von *Pyrrhocoris apterus* angeführt. Von drei verschiedenen Eiröhren habe ich je acht aufeinanderfolgende Schnitte auf Mitosen im Peritonealepithel untersucht und zwar mit folgendem Resultat:

---

[1] Aber auch Fig. 1, 6, 5, 7, 4, 8, 9, 10, 12, 14, 15, 16, 21, 22, 23, 24.

[2] Vorher: »in seltenen Fällen«.

Eiröhre	1	2	3
Mitosen	9	12	6

Da nur vollständig unzweifelhafte Mitosen gezählt wurden, so dürften noch mehr Mitosen auf den Schnitten vorhanden sein. Berücksichtigt man ferner die Kleinheit des Objekts, so dürfte es wohl berechtigt sein, von verhältnismäßig zahlreichen Mitosen zu sprechen. Bei einer noch weniger entwickelten Larve von *Pentatoma dissimile* ergaben sich durchschnittlich auf jedem Schnitt drei bis vier Mitosen. Es ist das eine Häufigkeit von Zellteilungen, wie sie sich auf gleichem Raum kaum je in der Eiröhre wiederfindet. Daraus dürfte folgen, daß das Resultat Preusses, weil an zu altem Material gewonnen, den wirklichen Verhältnissen nicht ganz entspricht, sondern wie folgt richtig gestellt werden muß:

»Die Vermehrung der Peritonealepithelzellen des Ovariums bleibt fast völlig auf jüngere Individuen beschränkt. Die Zellen teilen sich mitotisch. Die Zahl der Mitosen ist im allgemeinen gering, nur bei sehr jungen Larven finden sich zahlreiche Mitosen.«

2. Die Tunica propria.

Die eigentliche Eiröhre wird begrenzt durch die Tunica propria. Außerhalb der Tunica propria liegen die Zellen des Peritonealepithels. Zu der Entstehung der Tunica propria schreibt Gross:

»Die Außenwand der Endkammer wird jetzt also durch ein sehr deutliches ganz dünnes Plattenepithel gebildet . . . Ich glaube nämlich, daß es die Matrix der Tunica propria darstellt.«

Diese Ausführungen von Gross möchte ich wie folgt ergänzen. Die Tunica propria setzt sich zusammen aus zwei[1] strukturlosen Lamellen (Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 14). Diese Zusammensetzung läßt sich selbst noch bei alten Tieren an günstigen Stellen nachweisen. Bei jungen Tieren und Larven zeigen sich beide Lamellen durch eine Schicht von Zellen getrennt, die nach Bau und Färbung als Peritonealepithelzellen anzusprechen sind (Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9). Durch Degeneration dieser »Zwischenschicht«[1] (Fig. 10) kommen beide Lamellen dicht aufeinander zu liegen, so daß sie schließlich nur noch als eine Membran erkannt werden können. Da die Degeneration erst nach vollendeter Tunicabildung eintritt, so ist der Bildungsprozeß der Tunica als ein Secretionsprozeß aufzufassen. Von einer Zellenumwandlung kann keine Rede sein. Dagegen wird das zur Tunicabildung verwendete Zellmaterial wohl von vornherein nicht wieder ersetzt[2], worauf mir wenigstens die blassere Färbung dieser Zellen hinzuweisen scheint. An dem Aufbau der Tunica beteiligt sich außer der Zwischenschicht zwischen den beiden Lamellen noch eine Schicht wandständiger Zellen der Endkammer, die ebenfalls dem Peritonealepithel zuzurechnen sind[3] (Fig. 1, 2, 4, 5, 6, 8, 9).

---

[1] Gross kennt nur eine Lamelle.

Diese Zellschicht betrachte ich in Übereinstimmung mit Gross als die Matrix der inneren Tunicalamelle, während die Zwischenschicht die Matrix der äußeren Tunicalamelle sein dürfte.

Besonders wichtig wird nun das Verhalten der beiden Lamellen an der Spitze der Endkammer, da es uns Aufklärung gibt über die Beziehungen von Endkammer und Endfaden und über die von Gross entdeckte Zellkappe. Über diese Zellkappe schreibt Gross: »Bei sieben meiner Arten, nämlich bei den vier untersuchten Vertretern der Gattung *Pentatoma*, bei *Eurygaster maurus*, *Aelia pallida* und *Coryzus hyoscyami*, ist der Anfangsteil des Endfadens von einer Anhäufung von Zellen umgeben, welche den Raum zwischen Peritonealüberzug und Endkammerspitze ausfüllen und letzterer in Gestalt einer Kappe aufsitzen. Bei geschlechtsreifen Tieren färben sich diese Zellen nur sehr schwach und erscheinen etwas blasig aufgetrieben. Sie sind also den Zellen des Endfadens sehr ähnlich. Bei ganz jungen Tieren gleicht diese Kappe dagegen in ihrem histologischen Charakter auffallend der Spitze der Endkammer. Höchstens färben sie sich etwas schwächer. Bei alten Tieren ist die Kappe viel flacher als bei jungen Exemplaren. Den Arten *Syromastes marginatus*, *Pyrrhocoris apterus*, *Asopus bidens* und *Alydus calcaratus* fehlt diese Zellenhäufung um den Endfaden, ebenso bei erwachsenen Exemplaren von *Graphosoma nigrolineatum*. Bei jungen Tieren letzterer Art ist sie dagegen interessanterweise ganz besonders deutlich ausgebildet. Ich muß sie nach ihrem ganzen histologischen Bau unbedingt für einen Teil der Endkammer selbst ansprechen, welcher bei der Bildung der Tunica propria abgekapselt wird, also außerhalb der eigentlichen Eiröhre zu liegen kommt.«

---

[1] Darunter verstehe ich also die Zellschicht, die sich zwischen den beiden Tunicalamellen befindet.

[2] Anders ist das bei der Bildung der Eihüllen.

[3] Genaueres über diese Zellen siehe bei der Besprechung der Endkammer.

Die Bildung dieser Zellkappe vollzieht sich bei den einzelnen von mir untersuchten Formen verschieden. Ich beschreibe zunächst die einzelnen Formengruppen, um sie dann zu zwei Typen zusammenzufassen.

Bei *Pentatoma nigricorne*, *Pentatoma baccarum* und *Syromastes marginatus* zieht sich die innere Lamelle um die Endkammer herum. An diese Lamelle setzt sich der Endfaden an. Die äußere Lamelle läuft parallel der Eiröhre zunächst ein Stück über die Spitze der Endkammer hinaus, kehrt dann wieder um und läuft nach der Ansatzstelle des Endfadens, sich in ihrem letzten Teile dem Endfaden anlegend (Fig. 1, 2, 3, 4). Die Zwischenschicht zwischen beiden Lamellen, die durch das Verhalten der zweiten Lamelle hier sehr breit wird, ergibt nun das Bild eines wulstförmigen Aufsatzes der Endkammer. Dieser Eindruck wird noch vollkommener, wenn bereits für den größten Teil der Endkammer die Verschmelzung der beiden Tunicalamellen eingetreten ist. Man erhält dann das Bild der Grossschen Zellkappe (Fig. 2 u. 4). Das Vorhandensein der Zellkappe bei *Syromastes marginatus* bestreitet Gross mit Unrecht (Fig. 4). Es hat ihm wohl zu altes Material vorgelegen. Immerhin zeigt seine Abbildung (Fig. 2) noch einen geringen Rest dieser Zellkappe.

Ein gleiches Verhalten wie die genannten Formen scheint auch *Raphingaster griseus* zu zeigen. Jedoch fehlt hier die volle Sicherheit, da ich nicht genügend junges Material zur Verfügung hatte.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Pyrrhocoris apterus*, *Lygaeus saxatilis* und *Pentatoma dissimile*. Hier umschließt ebenfalls die innere Lamelle die Endkammer. Dieser Lamelle ist der Endfaden angeheftet. Die äußere Lamelle zieht sich direkt nach dem Endfaden hin und tritt nicht weit von der Ansatzstelle des Endfadens an diesen heran, um in die Tunica des Endfadens überzugehen (Fig. 5, 6, 7). Es leuchtet ein, daß auch hier das charakteristische Bild der Zellkappe erscheint, nur hat diese nicht die Gestalt eines Wulstes, sondern eher die eines spitzen Walles. Für *Pyrrhocoris apterus* bestreitet Gross ebenfalls das Vorhandensein der Zellkappe. Er sagt in der Fortsetzung des oben angeführten Zitates: Bei *Pyrrhocoris apterus* war jedenfalls auch bei einer recht jungen Larve nichts Derartiges zu bemerken. Dem stelle ich gegenüber, daß bei *Pyrrhocoris apterus* diese Verhältnisse noch an nicht zu alten Tieren deutlich erkannt werden können[1]. Im übrigen ist auch die erwähnte »recht junge Larve« gar nicht mehr so sehr jung gewesen, da bereits ein Keimlager vorhanden war[1], ja sogar sich in demselben schon ein recht großes Ei befand, wie GROSS angibt.

---

[1] Fig. 6 gibt die betr. Verhältnisse bei einer Larve wieder.

Wieder nur wenig veränderte Verhältnisse finden sich bei *Ranatra linearis, Notonecta glauca* und *Coriza* Geoffroy. Der ganze Unterschied gegenüber den bereits besprochenen Formen besteht darin, daß die äußere Lamelle eine längere Strecke neben dem Endfaden herläuft (Fig. 8).

Finden sich nun auch bei den bisher beschriebenen Formen kleine Unterschiede, die sich aus dem Verhalten der äußeren Lamelle ergeben, so ist ihnen doch das eine gemeinsam, daß die innere Lamelle die Endkammer umfaßt, und dadurch eine scharfe Abgrenzung der Endkammer gegen den Endfaden hergestellt wird. Man kann daher diese drei Formgruppen zu einem gemeinsamen Typus zusammenfassen und diesen so charakterisieren: »Von den beiden Tunicalamellen umfaßt die innere die Endkammer, während die äußere an den Endfaden herantritt und sich mit der Tunica desselben vereinigt.«

Diesem Typus steht ein andrer gegenüber, der sich folgendermaßen charakterisieren läßt:

»Von den beiden Tunicalamellen geht die innere in die Tunica des Endfadens über, während die äußere dem Endfaden parallel läuft« (Fig. 9).

Vertreter dieses Typus sind *Nepa cinerea* und *Naucoris cimicoides*. Dadurch, daß hier bereits die innere Tunicalamelle in die Endfadentunica übergeht, wird natürlich die Tunicaabgrenzung zwischen Endkammer und Endfaden aufgehoben. Trotzdem kann auch hier, wenigstens auf den mir zur Verfügung stehenden Stadien, keinesfalls von einem Übergehen der Zellelemente des Endfadens in die der Endkammer gesprochen werden. Auch hier ist Endkammer und Endfaden deutlich getrennt und zwar durch Lagen quergestellter spindelförmiger Zellen. Bei älteren Tieren erscheinen diese Zellen blasig und färben sich sehr schwach, zugleich erscheinen die Zellwände lamellenartig verstärkt (Fig. 9). Beide Erscheinungen stehen wohl in ursächlichem Zusammenhange. Die Zellen strahlen im Schnitt fächerförmig von der Ansatzstelle des Endfadens aus und liegen dachziegelförmig übereinander. Ob diese spindelförmigen Zellen schon auf genügend jungen Larvenstadien vorhanden sind, erscheint mir allerdings fraglich[2]. Es zeigt sich nämlich bei Formen des Typus I, daß die spindelförmigen quergestellten Zellen des Endfadens auf genügend jungen Stadien sich gerade erst bemerkbar machen oder gar überhaupt noch nicht wahrzunehmen sind. Dem entgegengesetzt schreibt freilich Gross: »Ich möchte nur darauf hinweisen, daß die spindelförmigen Zellen sich bei jungen Tieren über einen größeren Bezirk des Endfadens erstrecken, als bei geschlechtsreifen. Sollten wir es also vielleicht mit einem embryonalen oder wenigstens larvalen Charakter zu tun haben, der im Laufe der Entwicklung schwindet?« Dieser Widerspruch findet vielleicht zum Teil seine Erklärung dadurch, daß Gross nicht genügend junge Stadien zur Verfügung standen. Seine Beschreibung charakterisiert den Unterschied der Zellen bei jugendlichen Tieren mit völlig ausgebildeten Eiröhren und bei älteren geschlechtsreifen Tieren. Die ihm zur Verfügung stehenden Stadien waren doch wohl zu alt, um auf embryonale Charaktere zu schließen, das zeigt schon das Vorhandensein eines Keimlagers. Will man sich klar werden über die Herkunft der Zellen der Zellkappe, so muß man auf recht junge Larvenstadien zurückgehen. Es ist nicht leicht, eine Entscheidung zu treffen, welchen Zellen die Zellen der Zellkappe zuzurechnen sind, da die Differenzen zwischen den einzelnen Zellen auf so jungen Stadien nicht sehr groß sind. Man kann daher auch Gross nicht ganz Unrecht geben, wenn er eine gewisse Ähnlichkeit der Zellen der Zellkappe mit denen der Spitze der Endkammer feststellt. Mir scheint jedoch Anordnung und Beschaffenheit des Chromatins sowie die Färbung der Zellen darauf hinzuweisen, daß wir es mit Peritonealepithelzellen zu tun haben. Zur unbedingten Sicherheit wird freilich eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung nötig sein.

---

[1] Vgl. den Abschnitt über die Endkammer.

[2] Vgl. GROSS: Untersuchung über die Histologie des Insektenovariums: *Gryllus campestris*, S. 84.

Mit dem Heranwachsen des Tieres degeneriert die Zellkappe allmählich, gerade wie die Zwischenschicht, von der sie ja nur ein Teil ist. Bei einzelnen Formen geht diese Degeneration erst spät vor sich, bei andern dagegen sehr früh, so daß unter Umständen bereits auf ganz jungen Stadien die Zellkappe stark reduziert erscheint, oder ganz verschwunden ist. Dieser Tatsache zufolge wird es wohl gestattet sein anzunehmen, daß die Zellkappe bei allen Hemipteren wenigstens auf genügend jungen Stadien nachzuweisen ist. Meine Beobachtungen über die Tunica kann ich also wie folgt zusammenfassen:

»1) Die Tunica propria der untersuchten Hemipteren besteht aus zwei strukturlosen Lamellen, die, in der Jugend durch eine Zwischenschicht getrennt, allmählich durch Degeneration der Zwischenschicht so verschmelzen, daß sie schließlich nicht mehr unterschieden werden können.

2) Die Tunica propria wird durch Secretion gebildet, und zwar die innere Lamelle von einem Epithel wandständiger Zellen der Endkammer[1], die äußere von den Zellen der Zwischenschicht.

---

[1] Über ihre Natur siehe bei der Endkammer.

Zusatz: Es sei mir gestattet, darauf hinzuweisen, daß Giardina durch Experimente es wohl unzweifelhaft gemacht hat, daß die Tunica propria bei *Dytiscus* durch Secretion entsteht und strukturlos ist. Daß er nur eine Lamelle gefunden hat, kann daher rühren, daß bei *Dytiscus* vielleicht nur eine vorhanden ist, vielleicht aber auch daher, daß dort die Degeneration einer eventuell vorhandenen Zwischenschicht so früh erfolgt, daß eine Trennung der beiden Lamellen nicht mehr stattfindet.

»Ogni tubo è avvolto in tutta la sua lunghezza da una tunica ialina anista, trasparentissima, che si adagia strettamente sulle cellule epiteliali delle quali è una secrezione.

Con questi metodi, adoperati su materiale fresco, si può constatare che la tunica è perfettamente anista e non possiede affatto quella striatura che per la tunica del filamento terminale è stata descritta da varii autori e principalmente dal Korschelt (86) e dal Leydig (88).«

3. Der Endfaden.

Das Verhältnis des Endfadens zur Endkammer habe ich bereits in dem vorhergehenden Abschnitt erörtert. Ich fasse noch einmal die Resultate zusammen:

»1) Die Zellen des Endfadens sind Epithelzellen, gleicher Herkunft mit den Epithelzellen, die die Endkammer auskleiden. Sie haben nichts zu tun mit den Geschlechtszellen der Endkammer.

2) Bei den Hemipteren ist der Endfaden meist von der Endkammer durch die Tunica propria getrennt. Auch dort, wo dies nicht der Fall ist, wo sich der Endfaden als Fortsetzung der die Endkammer innen umhüllenden Epithelzellen zeigt, besteht eine scharfe Abgrenzung der Epithelzellen gegen die Geschlechtszellen der Endkammer.«

Man vergleiche hiermit das entsprechende Ergebnis der Untersuchungen von v. Wielowiejski: »Ein Übergang zwischen den Elementen des Endfadens ... und den Keimzellen findet niemals statt.«

Der Endfaden ist lediglich als elastisches Band anzusehen, das die Anheftung und Streckung der Eiröhre besorgt.

Es ist schon in der Literatur auf die Contractionsfähigkeit des Endfadens hingewiesen worden, eine stellenweise vorkommende Streifung deutet darauf hin[1] (Fig. 2, 3, 4). In Gegensatz zu Will und in Ergänzung zu Preusse stelle ich fest, daß die Kerne des Endfadens nicht »in eine gemeinsame Plasmamasse eingebettet sind«, sondern daß es sich hier um wohlabgegrenzte Zellen handelt (Fig. 8). Ich zitiere zu diesen Verhältnissen GIARDINA: »Tutti gli autori e fra gli altri WILL (1886), KORSCHELT (1886), LEYDIG (1888), HENKING (1892), DE BRUYNE (1898) sono concordi nel ritenere il filo terminale constituito da una massa protoplasmatica unica nella quale sono sparsi dei nuclei, nel considerarlo perciò quale sincizio. Ciò è del tutto inessato poichè qui esiste come altrove la struttura cellulare ordinaria. . . . In rapporto a questa funzione, le cellule della maggior parte del filamento si sono allungate a guisa di fibre orientate secondo l'asse del filamento, e inoltre hanno acquistato una struttura fibrillare del protoplasma. Queste fibrille percorrendo le cellule per il lungo, danno luogo a quella fine striatura longitudinale del filamento osservato da parecchi autori e attribuita dagli uni al protoplasma del sincizio (WILL, 1885, 1886) dagli altri alla tunica propria (KORSCHELT, LEYDIG).«

---

[1] Vgl. auch Giardina über die Entstehung der Streifung.

Bei erwachsenen Tieren unterscheiden sich die Zellen des Endfadens sehr deutlich von denen der Endkammer. Ich verweise hierfür auf die Literatur und die Abbildungen. Bei sehr jungen Tieren sind die Unterschiede nicht so groß, jedoch sind auch auf solchen Stadien die Endfadenzellen zweifellos den Peritonealepithelzellen gleichzustellen. Auch dabei befinde ich mich in Übereinstimmung mit GIARDINA: »Il tutto costituisce un organo già ben stabilito, che non subisce in seguito altre trasformazioni, cosicchè nel *Dytiscus* il differenziamento delle cellule nutrici e degli oociti non accade nel filamento terminale.«

Zellteilungen finden sich in dem Endfaden nur in sehr jungen Stadien, auf denen Teilungen des Peritonealepithels häufig sind, und auch da nur sehr selten. Die Teilungen vollziehen sich mitotisch. Dazu schreibt PREUSSE: »Auch die Teilungen des Kernes gehen in der früher besprochenen (amitotischen) Weise vor sich. Sie sind nicht gerade allzuhäufig, jedenfalls jedoch übertreffen sie die in der bindegewebigen Hülle an Zahl.« Dem gegenüber kann ich nur feststellen, daß ich nicht in der Lage war, Amitosen oder zweikernige Zellen im Endfaden beobachten zu können. Die Beobachtungen PREUSSEs dürften also irrtümlich sein. Ich befinde mich hier in voller Übereinstimmung mit GROSS, der ausdrücklich betont, weder Amitosen, noch Andeutungen solcher im Endfaden gefunden zu haben. Auch DE BRUYNE erwähnt nichts von Amitosen im Endfaden.

Über den Verlauf des Endfadens möchte ich noch eine Bemerkung anfügen.

Bei den Pentatomiden vereinigen sich die Endfäden der beiden Ovarialhälften für sich zu einem Strange. Beide Stränge vereinigen sich wieder zu einem gemeinsamen Strange, und dieser ist im Peritonealepithel des Darmes befestigt[1]. Bei *Nepa cinerea* liegen die Verhältnisse etwas anders. Hier vereinigen sich ebenfalls die Endfäden beider Ovarialhälften zu je einem Strang. Diese Stränge vereinigen sich jedoch nicht mehr, sondern sind getrennt an der Körperwand befestigt und zwar an der Übergangsstelle vom 1. zum 2. Thoraxsegment. Preusse freilich ist andrer Ansicht, er schreibt:

»Jede Eiröhre setzt sich an dem vorderen Ende in den Endfaden, der sie an das Rückengefäß befestigt, fort.«

Zusatz: Zum Vergleich mit den Resultaten dieses Abschnittes, wie auch der vorhergehenden, zitiere ich folgende Sätze von Heymons:

»Die einzelnen Eiröhren bestehen aus Genitalzellen und Epithelzellen. Die Epithelzellen liegen an der Peripherie der Eiröhre und beginnen eine zarte, strukturlose Haut, die Tunica propria, nach außen abzuscheiden.

Wir haben früher gesehen, daß die Epithelzellen der Eiröhren denselben Ursprung haben wie die Zellen der Endfäden, beide stammen von den dorsalen Wänden der Ursegmente her.

Während der späteren Zeit des Larvenlebens kommt es allein noch zu einem weiteren Längenwachstum der einzelnen Endfäden, die Zahl der in ihnen befindlichen Kerne vermehrt sich dabei beträchtlich.«

4. Der Eiröhrenstiel.

Über den Eiröhrenstiel lesen wir bei Preusse: »Der letztere ist ein langes, schlauchförmiges Gebilde mit vielen Krausen, Faltungen und Ausbuchtungen.«

Solange nur Ovarien von ganz erwachsenen Tieren in Betracht kommen, trifft diese Beschreibung zu. Auf den jüngsten mir zur Verfügung stehenden Stadien zeigt sich der Eiröhrenstiel als eine gerade Röhre ohne Krausen, Faltungen und Ausbuchtungen, aus Zellen bestehend, die sich in nichts von den Zellen des Peritonealepithels unterscheiden (Fig. 1).

Dagegen findet sich zwischen dem Eiröhrenstiel und den Keimzellen noch eine die Röhre ganz ausfüllende Zellschicht, die sich kaum von den Zellen des Eiröhrenstieles unterscheidet und kontinuierlich in die Zellen des Eiröhrenstieles übergeht (Fig. 1). Diese Zellschicht liefert später die Zellen des Follikelepithels und des Keimlagers. Ein Teil dieser Zellen bleibt jedoch unverbraucht und bildet zwischen dem letzten Ei und dem Eiröhrenstiel einen Zellpfropf, der erst verschwindet, wenn das erste reife Ei durch den Eiröhrenstiel in den Eierkelch hinabgleitet. Ich vermute, daß diese Zellgruppe der Zellpfropf ist, den Gross bei *Pyrrhocoris apterus* genauer beschreibt, und von dem er sagt: »Es ergibt sich ..., daß dieses ... Gewebe nur die vom Epithel des Eiröhrenstieles gebildete Zellenkuppel ist.«

---

[1] Vgl. Heymons.

In bezug auf die Teilungen der Zellen des Eiröhrenstieles schreibt Preusse: »Daß es sich wirklich im Eiröhrenstiel um amitotische Kernteilungen handelt, wird zunächst durch das häufige Vorkommen von zweikernigen Zellen wahrscheinlich gemacht. ... Weiterhin wird sie durch die vollständige Abwesenheit von mitotischen Figuren unterstützt.« Diese Angaben bezweifelt Gross mit Recht. Er macht sehr zutreffend darauf aufmerksam, daß sich bei den Stadien, die Preusse vorlagen, die Zellen des Eiröhrenstieles bereits in einem Degenerationsprozeß befinden, daß also Beobachtungen, wie sie Preusse beschreibt, keine Beweiskraft haben. Diese Bemerkungen von Gross möchte ich noch dahin ergänzen, daß man wohl in einem solchen degenerierenden Gewebe keine Zellteilungen mehr erwarten darf. Als positive Beobachtung kann ich Preusse entgegenstellen, daß in jungen Eiröhren Mitosen im Eiröhrenstiel gar nicht so selten sind.

5. Die Endkammer.

Bei der Behandlung der Endkammer erweist es sich als unbedingt nötig, die bisherige Beobachtungsweise völlig zu verlassen. Schon Gross weist mit Recht darauf hin, daß es erforderlich ist, die Zellverhältnisse der Endkammer — wie überhaupt der ganzen Eiröhre — an sehr jungem Material zu studieren, da man sonst Irrtümern und Täuschungen unmöglich entgehen könne. Aber auch seine Ergebnisse bedürfen stellenweise der Berichtigung, da ihm nicht immer genügend junges Material zur Verfügung gestanden hat. Betrachten wir zunächst die Endkammer bei Larvenstadien, bei denen die ganze Eiröhre nur aus Endkammer und Eiröhrenstiel besteht. Die übliche Beschreibung der Endkammer und Scheidung der Endkammerabschnitte läßt sich hier nicht mehr aufrecht erhalten. Die Endkammer besteht aus einem Zellkomplexe, dessen einzelne Zellen durch Zellgrenzen voneinander geschieden sind. Freilich sind die Zellgrenzen nicht bei jedem Objekte und an jeder Stelle gleich deutlich und leicht zu erkennen. Von einem Syncytium kann keine Rede sein. Die Zellgrenzen bleiben bei den einzelnen Zellen stets solange erhalten, bis diese sich zur Bildung des protoplasmatischen Raumes auflösen. Auch dann kann aber von einem Syncytium keine Rede sein, da mit dem Verfall das Zellindividuum aufgehört hat zu existieren. Von dem Zellkomplex der Endkammer fällt zunächst eine Schicht wandständiger Zellen auf, die ein helleres Zell- und Kernplasma zeigen. Sie verhalten sich in dieser Hinsicht wie die Peritonealepithelzellen und die Zellen der Zwischenschicht. Man wird sie also wohl als somatische Zellen anzusehen haben. Ihre Aufgabe ist, wie schon oben erwähnt, als Matrix der Tunica propria zu dienen. Dementsprechend sind diese Zellen auch bei alten Stadien kaum mehr oder gar nicht mehr aufzufinden (vgl. die Fig. 3 u. 5). Die Darstellung dieser Verhältnisse ist bei GROSS nicht ganz verständlich, wie folgende Zitate zeigen:

»1) PREUSSE und DE BRUYNE geben übereinstimmend an, daß die Endkammer außen[1] von einer Lage kleinerer Kerne begrenzt wird, welche sich mitotisch teilen. Bei allen von mir untersuchten Arten fehlt diese periphere Partie kleinerer Kerne.

2) Jedenfalls aber beschreibt und zeichnet KORSCHELT immer nur Lagen von Kernen ohne Zellgrenzen und kein eigentliches Epithel. So wie KORSCHELT es darstellt, liegen die Verhältnisse bei den von mir untersuchten Hemipteren nur in ganz jungen Stadien.

3) Ein Teil derselben (Nährzellen) und zwar die an der Peripherie gelegenen erleiden dagegen eine ganz andre Umwandlung und haben auch eine wesentlich andre Funktion als ihre Schwesterzellen. Sie ordnen sich nämlich zu einem den vorderen Abschnitt der Endkammer umgebenden Epithel an. ... Die Außenwand der Endkammer wird also jetzt durch ein sehr deutliches ganz dünnes Plattenepithel gebildet. ... Nur am Gipfel der Endkammer ... besteht das Epithel aus hohen Cylinderzellen.«

Dieser Darstellung gegenüber fasse ich meine Beobachtungen noch einmal zusammen:

»Die Endkammer ist ausgekleidet mit einem Epithel wandständiger Zellen. Je jünger die von mir untersuchten Stadien waren, desto ausgeprägter war die Zellnatur dieses Epithels, d. h. desto deutlicher waren die Zellgrenzen. Nach Bau und Färbung gehören die erwähnten Zellen den Peritonealepithelzellen zu und sind also als somatische Zellen anzusehen.«

In diesem Sinne spricht sich auch GROSS in einer späteren Arbeit aus, indem er sagt: »Die Ausdehnung meiner Untersuchungen ... haben mir gezeigt, daß meine damalige Auffassung irrtümlich war, und daß ... die Epithelzellen der ganzen Eiröhre als gleicher Herkunft angesehen werden müssen.« Zu einem entsprechenden Resultat kommt auch Giardina, indem er feststellt, daß in der Endkammer von *Dytiscus* zwei verschiedene Zellarten vorhanden sind, von denen die einen die Epithelzellen liefern[1]. Teilungen der Zellen des Epithels der Endkammer konnte ich nicht beobachten. Auf den mir zur Verfügung stehenden Stadien waren auch solche kaum mehr zu erwarten. Wenn aber solche vorkommen sollten, so sind — wie auch einzelne Autoren angeben — Mitosen zu erwarten.

---

[1] Gemeint ist die äußerste Zellschicht innerhalb der Tunica propria.

Alle übrigen Zellen der Endkammer sind als Geschlechtszellen aufzufassen.

Hier finden sich nun Verschiedenheiten des Materials, die es nötig machen, einzelne Formen getrennt zu besprechen.

Ich wende mich zunächst zu Larvenstadien von *Pyrrhocoris* und betrachte zusammen damit Larvenstadien von *Pentatoma nigricorne* und *dissimile*. Sehen wir zunächst, was Gross darüber sagt: »Auch war bei der jüngsten untersuchten Larve ein allerdings noch im Keimlager befindliches Ei zu ansehnlicher Größe herangewachsen und durch einen dicken Dotterstrang mit dem centralen Raum der Endkammer verbunden. Zwischen den Nährzellen liegen hier und da junge Keimbläschen, ihre Zahl nimmt gegen das Keimlager hin zu.« Solche Stadien haben mir auch vorgelegen (von *Pentatoma* noch jüngere), ohne daß ich mich jedoch der Beschreibung von Gross ganz anschließen könnte. Auf den jüngsten mir vorliegenden Stadien (*Pentatoma*) zerfällt der Inhalt der Endkammer in zwei scharf gesonderte Teile. Der größere vordere — nach dem Endfaden gelegene — Teil besteht ausschließlich aus Nährzellen, der hintere dagegen nur aus Keimzellen (Fig. 1). Von einem Keimlager im Sinne der Autoren kann also hier noch keine Rede sein. Wie kommen aber die Autoren und mit ihnen Gross dazu, von einem Keimlager zu sprechen? Auf älteren Larvenstadien von *Pyrrhocoris* sieht man die Follikelepithelzellen sich allmählich zwischen die Keimzellen drängen, sie umgeben und so Eikammern bilden. Es tritt das jedoch erst ein, nachdem die Keimzellen durch Nährstränge mit dem protoplasmatischen Raum verbunden sind. Die so entstandenen Eikammern sind zunächst noch klein und liegen noch teilweise nebeneinander. Erst im Laufe ihres Wachstums ordnen sie sich hintereinander an.

Die beschriebene Durchdringung des Keimzellagers durch die Follikelepithelzellen erfolgt nun nicht gleichmäßig auf einmal, sondern sprungweise. Man findet nämlich — wie Gross selbst angibt — Stadien, auf denen die Follikelzellen den vorderen Teil der Keimzellen noch nicht erreicht haben, während sie sich in großer Zahl bereits zwischen die weiter hinten gelegenen Keimzellen gedrängt haben und diese, Kammern bildend, umgeben. Ich möchte daher lieber annehmen, daß das in dem Zitat erwähnte Ei bereits in der eigentlichen Eiröhre liegt. Des ferneren erscheint es mir nach dem Besprochenen zweifelhaft, ob man bei *Pyrrhocoris* überhaupt auf irgendeinem Stadium von einem Keimlager sprechen kann. Übereinstimmend damit gibt auch v. Wielowiejski an, daß das Keimlager ausschließlich aus Keimzellen bestehe, und daß es auch auf jüngeren Stadien keine zerstreut liegenden Keimzellen gebe.

---

[1] Vgl. das Zitat am Schlusse dieses Abschnittes.

Ich wende mich nun zu dem zweiten Teil des Grossschen Zitates. Wie schon erwähnt sind Nährzellen und Keimzellen, die den Inhalt der Endkammer bilden, scharf voneinander getrennt. Gewöhnlich ragen die Nährzellen in der Mitte etwas zapfenförmig in die Gruppe der Keimzellen hinein, insbesondere auf älteren Stadien, wenn bereits der Zerfall der Nährzellen beginnt. Es erleichtert das den Plasmasträngen den Zutritt zu den Keimzellen. Obgleich nun die Nährzellen in die Gruppe der Keimzellen hineinragen, stehen doch von vornherein keineswegs alle Schichten der Keimzellen mit den Nährzellen in Berührung. Diese scharfe Trennung der Keimzellen und Nährzellen wird allerdings zuweilen dadurch unterbrochen, daß vereinzelte Keimbläschen von der Gesamtheit abgesprengt erscheinen. Von einem Zunehmen dieser Erscheinung nach dem Keimlager hin konnte ich nichts merken, denn diese versprengten Keimbläschen befanden sich stets in der Nähe des Keimlagers und waren auch nie so zahlreich, daß man überhaupt von einem Zunehmen hätte sprechen können. Im Zusammenhange damit erörtert Gross die Frage der Herkunft der Keimzellen. Er sagt: »Dagegen glaube ich, daß die im Keimlager befindlichen Eikerne nicht an ihrer Ursprungsstelle liegen. Ich nehme vielmehr an, daß auch sie sich im vorderen Teil der Endkammer aus indifferenten Kernen herausdifferenziert haben und erst nachträglich in das Keimlager hinabgewandert sind.«

Nach dem Vorausgegangenen ist das nicht gerade unmöglich, doch erscheint es mir keineswegs wahrscheinlich. Es sind nur ganz vereinzelte Zellen, die abgesprengt erscheinen und auch diese nur in der Nähe der Keimzellgruppe. Diese beiden Tatsachen deuten darauf hin, daß wir es mit einem anormalen Verhalten der Keimzellen zu tun haben. Andernfalls müßte man doch erwarten bis zu den »indifferenten« Zellen der

Endkammer kontinuierlich Keimzellen zu finden. Desgleichen spricht gegen die Grosssche Auffassung die Tatsache, daß die Masse der Keimzellen eine geschlossene Gruppe bildet. Es ist jedoch kaum wahrscheinlich, daß diese Gruppe so zustandegekommen ist, daß die Keimzellen vereinzelt durch die Nährzellen hindurchwanderten und sich dann wieder sammelten, statt weiter zu wandern und die Eikammern zu bilden. Diese Verhältnisse sowie einige andre nachher zu besprechende Gründe veranlassen mich, dem Resultat von v. Wielowiejski zuzustimmen, der von *Pyrrhocoris apterus* schreibt: »Die Eizellen sind, seit den frühesten postembryonalen Lebensstadien als fertige, voneinander getrennte Zellen vorhanden und liegen an der Basis der kolbenförmigen Anschwellung der Ovarialspitze (Endkammer) angehäuft, um bei Volumenzunahme in die untere Partie der Eiröhre einzelweise herunterzusteigen und eine reihenweise Anordnung anzunehmen.« Diese Auffassung kann gestützt werden durch die Resultate von Heymons bei *Phyllodromia germ.* L. Gegen die Grosssche Ansicht möchte ich noch einige theoretische Erwägungen ins Feld führen. Die Ansicht von Gross scheint mir mechanisch viel zu kompliziert, d. h. ich vermag keinen vernünftigen Zusammenhang aufzudecken zwischen dem anfänglich gegebenen, dem schließlich erreichten und der Kompliziertheit des Weges, auf dem dies nach Gross erreicht werden soll. Wenn man annimmt, daß Nährzellen und Keimzellen gleichen Ursprungs sind, was für ein Grund soll dann vorliegen, daß sich gerade von den Zellen an der Spitze der Endkammer einige zu Keimzellen differenzieren. Es scheint mir das von allen Möglichkeiten gerade die unwahrscheinlichste. Ganz abgesehen davon, daß die Keimzellen hier gerade am weitesten von ihrem künftigen Bestimmungsorte entfernt wären, so ist die Endkammerspitze derjenige Teil der Eiröhre, der das ganze Leben des Tieres hindurch das geringste Differenzierungs-Wachstum zeigt. Gerade im Gegenteil stellt das hintere Ende der Endkammer ein Wachstumscentrum vor. Von hier aus geht eine immer schwächer werdende Wachstumswelle nach dem vorderen Ende der Endkammer. Diese Tatsache scheint den Autoren entgangen zu sein, wenigstens findet man überall die Anschauung eines von vorn nach hinten verlaufenden Wachstums[1]. Und doch ist es eigentlich nur natürlich, daß das Wachstum der Eiröhre von hinten nach vorn verläuft, da das hintere Ende der Eiröhre durch die Ausführungsöffnung räumlich festgelegt ist, der vordere Teil der Eiröhre dagegen wohl seinen Ort ändern kann, indem er nämlich im Verlauf des Wachstums des Individuums, dem Zuge des Endfadens nachgibt. Die Bildung der Keimzellen und Nährzellen findet meiner Ansicht nach wohl folgendermaßen statt: Noch auf embryonalen Stadien findet bei *Pyrrhocoris apterus* und *Pentatoma dissimile* und *nigricorne* eine Differenzierung der Geschlechtszellen in Keimzellen und Nährzellen statt. Dieser ganze Differenzierungsprozeß verläuft im wesentlichen so, daß zwei getrennte Zellgruppen, Keimzellen und Nährzellen entstehen. Meiner Meinung nach vollzieht sich auch auf diesen Stadien noch die Umwandlung der Oogonien in Oocyten. Auf den Larvenstadien spielen sich dann vor allem Wachstumsvorgänge ab. Die Nährzellen wachsen rasch heran — in der oft beschriebenen Weise — und zwar zeigen sie von den Keimzellen aus nach der Spitze der Endkammer hin eine abnehmende Wachstumsgröße[1]. Sind die Nährzellen soweit herangewachsen, so bilden sie die Nährstränge und treten mit den Keimzellen in Verbindung. Nun beginnen sich auch die Follikelepithelzellen zwischen die Keimzellen zu schieben und diese zu umgeben, so daß Eikammern entstehen. Zugleich wachsen die Keimzellen infolge der Nahrungszufuhr lebhaft heran. Ebenso wie bei *Pyrrhocoris apterus* und *Pentatoma dissimile* u. *nigricorne* scheinen die Verhältnisse zu liegen bei allen Pentatomiden, bei *Lygaeus saxatilis Syromastes marginatus*, *Asopus bidens*, *Raphingaster griseus* und *haemorrhoidale*. Ähnlich werden wohl die Verhältnisse bei *Nepa*, *Notonecta*, *Coriza* sein, nur daß hier zweifellos dasjenige Gebilde entsteht, das die Autoren Keimlager nennen. Dieser Unterschied ist wohl nur durch verschieden intensives Wachstum der Follikelzellen bzw. Keimzellen zu erklären und es erscheint mir überhaupt fraglich, ob sich der Unterschied in der angegebenen Weise durchführen läßt. Anders liegen die Verhältnisse bei *Naucoris*. Hier ist es freilich nicht zweifelhaft, daß unter den Nährzellen Keimzellen liegen und zwar bei alten Exemplaren, wie bei ganz jungen Tieren. Sollte also vielleicht hier die Ansicht von Gross zutreffend sein? Ich glaube nicht, und zwar aus folgenden Gründen: — Bei jungen Tieren sieht man zwar Keimzellen unter den Nährzellen liegen, dabei fällt jedoch zweierlei auf. Einmal sind die Keimzellen nicht durch die ganze Endkammer einzeln zerstreut, sondern liegen immer gruppenweise beisammen. Sodann sieht man solche Keimzellgruppen nie in dem oberen Teil der Endkammer, in der Nähe der kleinen Zellen.

---

[1] Vgl. das obige Zitat von v. Wielowiejski.

---

[1] Genauer noch müßte man sagen, es zeigen wohl alle Nährzellen ziemlich gleichmäßig Wachstumsvorgänge, nur ist die Art des Wachstums verschieden. Der kleinere vordere Teil der Nährzellen zeigt Vermehrungswachstum, der größere hintere Teil Größenwachstum.

Beides scheint mir die Ansicht von Gross unwahrscheinlich zu machen. Ich glaube eher, daß eben hier die Differenzierung der Keimzellen nur in geringem Maße lokalisiert ist.

Trifft diese Ansicht zu, und darf man daraus den Schluß ziehen, daß ursprünglich jede Geschlechtszelle zur Keimzelle werden konnte, so ergibt sich daraus eine gute Erklärung für die Möglichkeit des Vorkommens vereinzelter Keimzellen außerhalb der Keimzellgruppe bei den andern Formen.

Meine Ansicht bezüglich der Zellverhältnisse der Endkammer ist also noch einmal zusammengefaßt folgende:

»Die eigentliche Endkammer ist eingehüllt von einer Follikelepithelzellschicht. Es kann vorkommen, daß eine solche Follikelzelle auch in die Endkammer zu liegen kommt[1] (vgl. Heymons). Diese Follikelepithelzellen — somatische Zellen — bilden einerseits die Tunica propria, anderseits durch einen Wucherungsprozeß das Keimlager bzw. die Eikammerwände. Die eigentliche Endkammer ist erfüllt von Geschlechtszellen. Diese differenzieren sich bei dem vorliegenden Material bereits im embryonalen Zustande in Keimzellen und Nährzellen (vgl. Heymons). Die Differenzierung geht allem Anschein nach so vor sich, daß nach vorn die Nährzellen, nach rückwärts die Keimzellen gelagert werden. Eine Ausnahme hiervon scheint nur *Naucoris* zu machen. Bei allen Formen sind jedoch die »kleinen Kerne«[2] der Endkammer Nährzellen, die nur im Wachstum zurückgeblieben sind, nicht aber indifferente Zellen«.

Da diese Resultate, weil teilweise erschlossen, nur eine bedingte Sicherheit besitzen — übrigens verfügen die Resultate der meisten Autoren[3] über keine größere Sicherheit — so möchte ich es nicht unterlassen, noch einige Autoren anzuführen. Am meisten scheinen mit den hier vorliegenden Verhältnissen, die bei *Phyllodromia germanica* L. übereinzustimmen, von denen Heymons schreibt: »Nach meinen an *Phyllo-*

---

[1] Es sind das nicht etwa herabgewanderte »kleine Kerne« der Endkammer.

[2] Richtig müßte es heißen: Zellen.

[3] Als Beispiel einer entgegengesetzten Ansicht zitiere ich die Resultate Korschelts:

1) Die verschiedenen Zellenelemente der Eiröhren, Eier, Nährzellen und Epithel gehen aus gleichartigen indifferenten Elementen hervor, ...

3) Dem embryonalen Zustand entsprechen die indifferenten Elemente der Endkammer, aus denen auch in nachembryonaler Zeit und selbst während des Imagolebens eine Neubildung der verschiedenen Zellenarten stattfindet.

10) Das Epithel ... zeigt überall eine große Ähnlichkeit mit den indifferenten Elementen der Endkammer, aus denen es direkt hervorgeht: ...

dromia angestellten Untersuchungen kann es nun keinem Zweifel unterworfen sein, daß bei diesem Insekte die Genitalzellen und Epithelzellen in den Geschlechtsdrüsen von vornherein vollständig unabhängig nebeneinander vorhanden sind. . . . Der in den Endkammern der Eiröhren von *Phyllodromia* eingeschlossene Inhalt stellt, wie ich gezeigt habe, einen auf embryonaler Stufe verbliebenen Überrest der Genitalanlage dar. Dieser Inhalt der Endkammer besteht demgemäß auch nur aus Genitalzellen und Epithelzellen, ohne daß indifferente Elemente überhaupt in Frage kommen könnten« und an einer andern Stelle: »Die Epithelzellen liegen dagegen zum größten Teil der Wand der Endkammer an, doch befinden sich auch Epithelzellen im Innenraum der Endkammer, wo sie zwischen den Genitalzellen verteilt sind. Ferner sind es Epithelzellen, die stets die äußerste Spitze der Endkammer einnehmen, an welcher Stelle, wie dies schon von KORSCHELT hervorgehoben wurde, die Elemente (Epithelzellen) der Endkammer in die Zellen des Endfadens sich unmittelbar fortsetzen.«

Ich brauche zu diesen beiden Zitaten nichts hinzuzufügen. Sie decken sich im wesentlichen genau mit meinen eignen Resultaten[1].

Ich führe nun noch die Resultate von GIARDINA an, die infolge des andern Objektes, es handelt sich um *Dytiscus*, in den Einzelheiten andre sind, im Princip jedoch ebenfalls sehr gut mit meinen Resultaten übereinstimmen.

Durante i mesi da settembre a dicembre . . . trovansi due sorta di cellule. Le une piccole, sembrano essere, sopratutto per l'aspetto de nuclei e per varie forme di passagio dalle une alle altre, della stessa natura di quelle del filamento terminale. Sono le cellule epiteliali e formano un rivestimento non solo a tutta la camera, ma anche a ciascuna delle altre cellule. Queste sono più grosse di forma sferica o poliedrica, con grosso nucleo sferico, molto ricco di granulazioni cromatiche sparse lungo un reticolo, e privo di nucleolo. Esse sono le oogonie, non solo già distinte dalle cellule epiteliali, ma, come si può vedere dall' accenno storico che ho premesso (METSCHNIKOFF [1886] e HEYMONS [1891 e 1895]) anche qui, secondo ogni probabilità di origine differente.

Son queste le cellule che il KORSCHELT indica come »Keimzellen« e che diventano, secondo lui, alcune cellule nutrici, altre uova. In realtà esse generano tanto le une che le altre, ma per un processo molto diverso da quello indicato dal KORSCHELT.

Man erkennt, daß auch diese Darstellung wenigstens prinzipiell mit der oben gegebenen übereinstimmt. Die Einzelheiten der Differenzierung der Geschlechtszellen zu Keimzellen und Nährzellen sind jedoch offenbar anders geartet als bei den bei mir untersuchten Formen. Es wird das verursacht dadurch, daß bei *Dytiscus* Eiröhren mit mittelständigen Nährkammern vorliegen. Außerdem findet die Differenzierung noch in viel späteren Altersstadien statt, als bei den Hemipteren.

---

[1] Man vgl. die Figuren von HEYMONS.

Zu der weiteren Differenzierung der Endkammerelemente sei noch folgendes bemerkt:

Die Nährzellen wachsen heran unter eigenartigen Differenzierungen, die an einer andern Stelle[1] besprochen werden, und zerfallen dann unter Bildung des protoplasmatischen Raumes. Diesbezüglich verweise ich auf die Literatur[2] und bemerke nur, daß auch bei *Notonecta glauca* eine Streifung des protoplasmatischen Raumes vorhanden ist. Korschelt hat sie nicht wahrgenommen. Ebenso erstreckt sich die Streifung bei allen Formen über den ganzen protoplasmatischen Raum. Die Erklärung dieser Streifung scheint mir von Gross sehr richtig gegeben zu sein. Die Bedeutung dieser Erklärung wird erst an einer späteren Stelle ersichtlich werden.

Ich komme nun zur Vermehrung der Zellen der Endkammer. Die kleinen Zellen der Endkammerspitze, jugendliche Nährzellen, vermehren sich und zwar mitotisch. Ebenso teilen sich die Follikelzellen, bzw. eventuell die Keimlagerzellen mitotisch. Amitotische Teilungen kommen in beiden Zellgebieten nicht vor. Im Gebiete der ausgewachsenen Nährzellen kommen nur noch Kernteilungen vor, auf die ich bei Besprechung der Teilungsvorgänge zurückkommen werde.

Die Arbeit von v. Wielowiejski veranlaßt mich, meine Ansicht über den protoplasmatischen Raum auch noch im Zusammenhang darzustellen.

Auf jüngeren Larvenstadien verschiedener Formen fand ich nicht die geringste Spur eines protoplasmatischen Raumes oder von Plasmasträngen, obwohl eine deutliche Differenzierung der Zellelemente wahrzunehmen ist. Damit wird die Antwort hinfällig, die v. Wielowiejski auf die Frage gibt, auf welche Weise der Zusammenhang zwischen den Keimzellen und Nährzellen durch die Nährstränge hergestellt werde. Er sagt nämlich: »Die wahrscheinlichste scheint jedenfalls die aus der Analogie mit den Resultaten Giardinas hervorgehende Annahme zu sein, daß die Verbindung beiderlei Elemente eine primäre in der embryonalen Entwicklung gegebene sei.« Dieser Annahme widersprechen auch die weiteren Veränderungen, die jene Zellen erleiden. Die Zellen der Endkammer sind, wie ich bereits an andrer Stelle angegeben habe, verschieden differenziert[1]. Die Zellen an der Spitze der Endkammer sind klein, verharren auf einem ursprünglichen Zustand und befinden sich in mehr oder weniger lebhafter mitotischer Teilung. Die übrigen Zellen der Endkammer sind, je näher sie dem Grunde der Endkammer liegen, in zunehmendem Maße differenziert und herangewachsen. Sie zeigen nur noch eine amitotische Teilung der Kerne. Die größten dieser Nährzellen liegen den Keimzellen dicht an. Diese Nährzellen zeichnen sich nun durch ihr Verhalten der Farbe gegenüber vor den andern aus, es zeigen sich Andeutungen eines beginnenden Zerfalls. Auch sind sie gegen äußere Einflüsse, z. B. beim Konservieren, weit empfindlicher und lassen deutlich erkennen, daß hier der Zellzusammenhang eine Auflockerung erfahren hat. Das alles veranlaßt mich, anzunehmen, daß es hier eine Verbindung von Keimzelle und Nährzelle im Werden begriffen ist, daß also von einer embryonalen Verbindung nicht die Rede sein kann. Ist der Anfang zu einem Protoplasmastrang gebildet, so erweitert sich derselbe und zwar schreitet die Bildung desselben rascher in der Längsrichtung als in der Querrichtung der Endkammer fort. Es bildet sich der sog. protoplasmatische Raum. Nun entsteht die Frage, wie ist die Bildung desselben aufzufassen. Ist er, wie v. WIELOWIEJSKI will, ein Organ, das von Keimzelle und Nährzelle gemeinsam gebildet wird und zwar so, daß die Nährzelle völlig intakt bleibt, ja daß erst durch Schaffung dieses Organs die Erfüllung ihrer Funktion möglich wird? Oder entsteht der protoplasmatische Raum, wie die andern Autoren wollen, durch Auflösung der Nährzellen. Zunächst muß ich daran festhalten, daß ich (wie alle andern Autoren außer v. WIELOWIEJSKI) auf das deutlichste einen Zerfall der Nährzellen beobachten konnte. Den Einwand, daß diese Beobachtungen auf Mängel der Konservierung zurückzuführen seien, muß ich entschieden abweisen. Auf einige andre Beobachtungen, die ebenfalls einen Verbrauch der Nährzellen nötig erscheinen lassen, weise ich noch hin. Ich halte mich dabei vornehmlich an *Nepa cinerea*. Die Zellen an der Spitze der Endkammer vermehren sich lebhaft, die übrigen Zellen der Endkammer wachsen bedeutend, der protoplasmatische Raum dehnt sich erheblich aus, trotzdem vergrößert sich die Endkammer nicht mehr erheblich. Das ist nur möglich, wenn zugleich ein wirklicher Verbrauch von Nährzellen stattfindet. Auf

---

[1] Abschnitt 7.

[2] Vgl. auch weiter unten und nächste Seite.

---

[1] Besonders deutlich sind diese Verhältnisse bei *Nepa cinerea*.

Grund dieser Erwägungen sehe ich mich veranlaßt, der Grossschen Ansicht bezüglich des protoplasmatischen Raumes auch weiterhin zuzustimmen.

6. Das Follikelepithel (des Keimlagers und der Eikammern).

Auf frühen Larvenstadien, wenn noch kein Keimlager existiert, findet sich zwischen den Zellen des Eiröhrenstieles und den Keimzellen eine Zellgruppe, die sich durch Bau und Färbung als verwandt mit den Zellen des Eiröhrenstiels und des Peritonealepithels erweisen und somit als somatische Zellen zu betrachten sind (Fig. 1). Es sind das die Follikelzellen. Ist die Differenzierung der Zellelemente der Endkammer so weit vorgeschritten, daß die Bildung des Keimlagers beginnen kann, so vermehren sich die Follikelzellen lebhaft, insbesondere die vordere Partie derselben. Die neugebildeten Zellen werden zwischen die Keimzellen geschoben, sie vermehren sich weiter, das Keimlager bzw. die Eikammer kommt zustande. Dadurch findet folgender Satz von Gross seine natürliche Erklärung: »Im Keimlager bilden die jüngsten Keimbläschen eine Lage am vorderen Ende direkt hinter den Nährzellen, so daß sie bloß hinten von den kleinen Zellen des Keimlagers begrenzt werden.« Es lag eben ein Stadium vor, bei dem die Umhüllung der Keimzellen durch Follikelzellen die Keimlagerbildung noch nicht vollendet war. Jene erwähnten »Keimbläschen«[1] sind auch nicht junge, sondern nur in dem Wachstum zurückgebliebene. Ihrer Differenzierung nach zu urteilen sind es Oocyten. Diese Ergebnisse stimmen überein mit denen von v. Wielowiejski: »Der embryologische Ursprung des Follikelepithels ist ein doppelter. Der größte Teil diesbezüglicher Zellmasse läßt sich von der oberen Partie der Eileiteranlage ableiten, die gegen das Keimlager zu wuchert und die Keimzellen umschließt. Eine verhältnismäßig unbedeutende Epithelzellengruppe scheint mit dem unteren Teile des Endfadens genetisch verbunden.« Jede Keimzelle wird von Follikelzellen völlig umgeben. Nur an einer Stelle bleibt ein Zugang für den Nährstrang. Diese Vorgänge lassen auch die außerordentlich lebhafte Zellteilung, die an dieser Stelle stattfindet, durchaus verständlich erscheinen. Die Behauptung De Bruynes, daß der Dotter des jungen Eies »grossiers lobopodes« aussende, weist schon Gross mit vollem Recht zurück. Über die Umgrenzung der Keimzellen durch Follikelzellen äußert sich Gross folgendermaßen: »Auch von den

---

[1] Es ist von »Keimzellen« und nicht von »Keimbläschen« zu reden, da es sich um Zellen und nicht um Kerne handelt.

Zellen des Keimlagers nimmt ein Teil frühzeitig eine besondere Beschaffenheit an. Zwischen den einzelnen hintereinanderliegenden Keimbläschen liegen Gruppen von Zellen, welche durch langgestreckte spindelförmige Gestalt auffallen. Durch diese Zellgruppen hindurch treten die Dotterstränge an die Keimbläschen heran. Wenn das junge Ei in die eigentliche Eiröhre hinabrückt, umgeben von einer mehrschichtigen Zellage, die seinen Follikel zu bilden hat, werden die spindelförmigen Zellen mitgenommen und bilden die von Korschelt beschriebenen Scheidewände zwischen je zwei Eikammern.« Bezüglich dieser Scheidewände schreibt Preusse: »In der obersten Abteilung der Eiröhre sind die Scheidewände, welche je zwei Eifächer trennen, wie auch Will dieses beschreibt, bald erst stückweise vollendet, bald befindet sie sich schon in voller Kontinuität.« Hier bedarf es einiger Richtigstellungen. Wenn die Keimzellen überhaupt von Follikelzellen umgeben sind, so ist diese Umhüllung lückenlos (mit Ausnahme der Zutrittsstelle des Nährstranges). Daß sich Zellen des Keimlagers besonders differenzieren, ist nicht der Fall.

Die charakteristische Gestalt der Follikelzellen und damit auch der sog. »Keimlagerzellen«, ist von vornherein eine langgestreckte[1]. Diese typische Gestalt tritt bei den »kleinsten« Follikelzellen des Keimlagers natürlich nicht so sehr hervor, um so auffälliger wird sie aber dann bei den größeren und größten Follikelzellen, d. h. denen, die den Keimzellen, dicht anliegen. Das junge Ei soll in die eigentliche Eiröhre »hinabrücken«. Wo ist denn die »eigentliche« Eiröhre? Schon die Vorstellung des Herabrückens ist unrichtig. Es geht hier wie bei der Endkammer, die Wachstumsrichtung ist nicht richtig erkannt. Nicht das Ei rückt herab, sondern die Endkammer wird mit sämtlichen Keimzellen, Nährzellen usw. durch den Druck der eingeschobenen und herangewachsenen Follikelzellen einerseits und den Zug des Endfadens anderseits zugunsten der einen Keimzelle und der dieselbe umgebenden Follikelzellen vorgeschoben. So wird zwischen den Eiröhrenstiel und die Endkammer die erste Eikammer eingeschoben. Durch Wiederholung dieses Prozesses werden weitere Eikammern gebildet. Ein Teil der Follikelzellen bleibt dabei am hinteren Ende der Eiröhre liegen und bildet so den von den Autoren beschriebenen Zellpfropf. Das Endresultat kann ein verschiedenes sein, je nachdem sich dieser Bildungsprozeß stetig oder sprungweise, für mehrere Keimzellen nacheinander oder gleichzeitig vollzieht. Bezüglich der Endergebnisse verweise ich auf die Literatur, insbesondere auf Gross. Die Angaben von Preusse und Will, daß zuweilen die Kammerwände durchbrochen sind, glaube ich so erklären zu können, daß es sich um Kunstprodukte handelt. Ich konnte solche Durchbrechungen ebenfalls beobachten, aber nur bei solchen Objekten, bei denen die Kammerwände sehr dünn waren. Da zeigte es sich denn an jüngeren Eikammern, daß die Kammerwände rissen, sich zurückzogen und Ooplasma die Lücke wieder ausfüllte, so daß das Präparat wieder völlig intakt aussah. An älteren Kammern konnte man dann jedoch meist Zerrungen, durch die Konservierung verursacht, feststellen. Dieses Reißen der Kammerwände und die damit zusammenhängende Plasmaströmung hatte dann oft noch eine weitere eigenartige Erscheinung zur Folge. Es konnte nämlich auf diese Weise dahin kommen, daß in einer Zelle mehrere Keimbläschen lagen, ferner ließ es sich beobachten, daß Keimbläschen hutförmig über das Ende einer in die Kammern hineinragenden Querwand gestülpt waren. Gerade diese Erscheinung scheint mir deutlich darauf hinzuweisen, daß hier — vielleicht osmotische — Einwirkungen der Konservierungsflüssigkeit vorliegen. Auf ähnliche Weise werden wohl die meisten Formänderungen der Keimbläschen zustande gekommen sein. Jedenfalls sind die Angaben De Bruynes über die Phagocytennatur des Keimbläschens mit der allergrößten Vorsicht aufzunehmen. Für die Hemipteren treffen sie gewiß nicht zu.

---

[1] Vgl. hierzu Preusse.

Zunächst ist die Oocyte im Verhältnis zu einer normalen Eikammer noch recht klein, das Follikelepithel ist mehrschichtig. Mit der Zeit vollzieht sich eine Umwandlung. Die Oocyte wächst stark heran, wird immer größer. Da die Zellvermehrung der Follikelzellen mit diesem Größenwachstum nicht gleichen Schritt halten kann, so werden die Follikelzellen auseinandergedrängt, das Follikelepithel wird nach und nach einschichtig. Einen ähnlichen Vorgang konnten wir bei dem Peritonealepithel beobachten. Die durch diese Wachstumsvorgänge nötige Zellvermehrung erfolgt lediglich auf mitotischem Wege. Ist das Wachstum der Eikammer annähernd beendet, dann hören auch die Zellteilungen auf, und die Follikelepithelzellen beginnen sich zur Chorionausscheidung vorzubereiten[1]. Es geschieht das durch besondere Differenzierung der Kerne. Die Kerne zerfallen in zwei Teilstücke. Die Teilungsebene hat keine bestimmte Richtung. Ihre Richtung wechselt bei den verschiedenen Objekten bald mehr bald weniger. Selbst in derselben Eikammer, oft sogar in nebeneinanderliegenden Zellen wechselt die Richtung der Teilungsebene. Der Zerfall der Kerne in zwei kann auf verschiedene Weise vor sich gehen. Ich habe den Angaben von Gross (und andern Autoren) darüber nichts zuzufügen. Die Teilung der Kerne in zwei Stücke findet in allen Zellen statt. Ich stimme hier mit Gross völlig überein, wenn er im Gegensatz zu Preusse schreibt: »In älteren Follikeln . . . hat aber schließlich doch jede Zelle zwei Kerne« und »daß in älteren Follikeln sich noch Amitosen abspielen, halte ich für gänzlich ausgeschlossen«.

---

[1] Diese Vorgänge lassen sich nicht scharf voneinander trennen, da sie teilweise nebeneinander herlaufen. Bei *Nepa cinerea* z. B. finden sich in den hinteren Teilen der Eikammer noch Mitosen, während in dem vorderen Teile die Differenzierung der Kerne sich schon vollzogen, oder doch wenigstens begonnen hat.

Es ist im vorhergehenden die Rede davon gewesen, daß die zweikernigen Zellen des Follikelepithels durch Zerfall der Kerne entstehen. Das gilt meiner Ansicht nach auch für die sog. Doppelzellen Korschelts bei *Nepa cinerea*.

Korschelt nimmt an, daß diese durch Verschmelzung zweier Zellen entstehen. Ich konnte folgendes beobachten. Sind die Eikammern bei *Nepa* so weit, daß sie sich zur Absonderung des Chorions zu differenzieren beginnen, so sieht man an der Spitze der Eikammer, dort, wo nachher die Doppelzellen erscheinen, das Epithel allmählich einschichtig werden. Zugleich wachsen einige wenige Follikelzellen sehr in die Länge und drängen so gleichzeitig die Eikammer bezüglich der vorhergehenden etwas seitlich heraus. Ihr Kern streckt sich in die Länge, wird etwas lichter, während der Nucleolus, der sich ebenfalls sehr gestrekt hat, sich intensiv färbt. Diese Zellen sind sehr auffällig. Sind sie erst in ganz geringer Zahl da und noch einkernig, so kann man dicht bei ihnen noch Mitosen liegen sehen. Die übrigen Follikelzellen sind dann noch so klein, daß etwa zwei Schichten derselben die Eikammer umhüllen.

Allmählich ergreift dieser Prozeß immer mehr Zellen der Eikammerspitze stets so, daß man den Eindruck eines kontinuierlichen Überganges von Follikelzellen in jene besonders gestalteten Zellen hat. Diese größeren Follikelzellen, die den Nährzellen nicht so ganz unähnlich sehen — sie haben übrigens nichts mit ihnen zu tun, die Ähnlichkeit ist nur äußerlich — differenzieren sich nun weiter, indem ihre Kerne zerfallen. Aus den so gebildeten zweikernigen Zellen entstehen durch bloßes Größenwachstum einerseits die Follikelzellen des vorderen Eipoles, die ebenfalls recht groß sind, anderseits die Eistrahlenbildungszellen. Daß zwei Follikelzellen miteinander verschmelzen, habe ich nie finden können.

Eine solche Meinung konnte übrigens leicht entstehen, da die

Beobachtung der Zellgrenzen recht schwierig ist. Trotz alledem möchte ich auch noch darauf hinweisen, daß es auch nicht recht wahrscheinlich ist, daß hier Doppelzellen auftreten.

Zunächst ist eine solche Bildung nur von KORSCHELT bei *Nepa* und *Ranatra* gefunden worden, sonst nirgends obwohl auch bei andern Formen Eianhänge gebildet werden. Sodann ist es nicht recht ersichtlich, warum man gerade einer geringen Zahl von Zellen eines Zellverbandes — bei *Ranatra linearis* zwei, bei *Nepa cinerea* sieben — eine Ausnahmestellung zuweisen soll. Dazu kommt noch, daß es sich um Zellen handelt, die während des größten Teils ihrer Entwicklung nicht voneinander zu trennen sind und die gleiche Funktion, sowie die gleiche Art des Funktionierens haben. Damit greife ich allerdings voraus. Es sei mir jedoch hier gestattet, darauf hinzuweisen, daß die Doppelzelle genau in derselben Weise Chorion secerniert, wie jede andre Follikelzelle, d. h. sie produciert in ihrem Innern das Chorionmaterial und secerniert dasselbe dann. Es ist mir deshalb wichtig, das zu erwähnen, weil durch eine Chorionausscheidung innerhalb der Zelle, die Ansicht von der Doppelzellnatur gestützt werden könnte.

Die Mitose in den Ovarien der Hemipteren betreffend schreibt GROSS:

»In bezug auf die Centrosomen haben meine Untersuchungen dasselbe negative Resultat gehabt wie die PREUSSEsche Arbeit. Trotz ausgezeichneter Konservierung und trotz der Anwendung der speziellen Centrosomen-Färbemittel habe ich nie mit Sicherheit Centrosomen oder Sphären finden können.«

Es ist mir möglich gewesen, ohne besondere Färbemittel Centrosomen, Sphären verschiedentlich zu beobachten (Fig. 11).

Über die Ernährung der Oocyten werde ich in einem späteren Abschnitte einiges sagen.

7. Die Amitose.

An ähnliche Arbeiten wie die vorliegende hat sich fast regelmäßig eine Erörterung über die Bedeutung der Amitose im Gegensatz zur Mitose angeschlossen, ohne daß man jedoch zu einem endgültigen Resultate gekommen wäre. Ich führe als Beispiele die Meinungsäußerungen zweier Autoren an. PREUSSE schreibt: »... so muß ich sagen, ..., daß die amitotische Teilung doch bis zu einem gewissen Grade einen funktionellen Charakter trage, oder besser gesagt, zur fortgesetzten Teilung von Zellen Anlaß geben kann.« Dem gegenüber schreibt GROSS: »Die Amitose in den Ovarien der Hemipteren ist beschränkt auf zwei Teile dieses Organs, auf die Nährzellen und das Follikelepithel. Der

Amitose kommt keinerlei regeneratorische Bedeutung zu. Ein Kern, der sich einmal amitotisch geteilt hat, ist nicht mehr imstande sich caryokinetisch zu teilen. Die Amitose der Kerne ist niemals die Veranlassung zu einer nachfolgenden Zellteilung. Das Auftreten der Amitose bezeichnet immer das sofortige oder baldige Aufhören jeder Kernteilung.«

Ich will nun die Amitosenfrage einmal von einer andern Seite beleuchten, um zu versuchen, ob sich nicht eine befriedigende Lösung der Frage erzielen läßt. Dabei müssen wir jedoch von vornherein im Auge behalten, daß die Frage, ob die Amitose als Vermehrungsteilung bei Metazoen auftritt, durch die nachfolgenden Überlegungen nicht allgemein beantwortet werden kann, sondern nur für das vorliegende Material. Es wäre meiner Meinung nach verkehrt, wollte man die Angaben so vieler Autoren anzweifeln etwa auf Grund irgendeiner vorgefaßten Meinung, oder selbst auf Grund von Resultaten, die man an einem andern Material und gar unter ganz andern Bedingungen erhalten hat. Es erscheint mir z. B. durchaus nicht unwahrscheinlich, daß bei sehr schnell verlaufenden Bildungsprozessen, etwa Regenerationsprozessen, eine propagative Amitose auftreten könnte, auch wenn Gross wirklich Recht hätte.

Wenden wir uns zur Frage der Amitose in den Ovarien der Hemipteren. Aus den vorhergehenden Abschnitten ziehe ich das Resultat[1]:

1. »Zell«teilungen vollziehen sich mitotisch.
2. a) Die sog. Amitosen führen nur zu Kernteilungen.
   b) Sie finden sich nur bei den Nährzellen und im Epithel der Eikammern.

Diese Feststellung liefert uns die erste der grundlegenden Tatsachen, aus denen heraus die Bedeutung der Amitose erschlossen werden muß. Auch Gross spricht genau dasselbe aus in dem Satz[1]: »Die Amitose der Kerne ist niemals Veranlassung zu einer nachfolgenden Zellteilung. Die zweite grundlegende Tatsache findet sich im Anfange des angeführten Grossschen Zitates dahin formuliert[1]: »Die Amitose in den Ovarien der Hemipteren ist beschränkt auf die Nährzellen und das Follikelepithel.«

Aus den angeführten Tatsachen zieht Gross nun folgenden Schluß:

»Die Kernteilungsvorgänge der Nährzellen fallen unter den einen Gesichtspunkt der Zieglerschen Theorie, daß nämlich Amitosen ‚in alten, abgenutzten Geweben‘ erscheinen und ‚folglich auch da, wo

---

[1] Vgl. dazu die Resultate von Preusse.

Zellen nur eine vorübergehende Bedeutung haben‘. Für das Follikelepithel tritt dagegen ein andrer Fall ein, den ZIEGLER folgendermaßen charakterisiert: »Amitose tritt hauptsächlich in Zellen auf, die infolge besonderer Spezialisierung einem ungewöhnlich intensiven Secretions- oder Assimilationsprozeß vorstehen.«

Prüfen wir diese Folgerungen, indem wir ausgehen von dem Satz: »Die Amitose ist nur eine Amitose der Kerne, nicht der Zellen.«

Daraus geht hervor, daß es sich hier nicht um eine Vermehrungserscheinung handeln kann. Bei der Amitose teilt sich der Kern durch einen einfachen Durchschnürungsprozeß in zwei Stücke. Ist darum aber auch jeder Vorgang, bei dem der Kern in zwei Stücke zerfällt, eine Amitose? Das ist eine logisch nicht berechtigte Umkehrung, die aber zweifellos hier vorliegt. In gewissem Sinn weist darauf hin schon allein die Tatsache, daß alle diese sog. Amitosen nur in dem Resultat, d. h. in dem Vorhandensein von zwei oder mehr Kernen übereinstimmen, während der Prozeß selbst auf die mannigfaltigste Weise vor sich gehen kann. Sah man aber diese Teilungen der Kerne als Amitosen an, so lag eine weitere Schlußfolgerung nahe. Man sah die Zellteilung unterbleiben und kam so zu dem Schluß, das Gewebe ist nicht mehr lebenskräftig genug zu einer vollwertigen, mitotischen Teilung, es konnte es nur noch zu dem minderwertigen Teilungsprozeß der Amitose bringen, und auch dieser wird nicht einmal ganz durchgeführt. Man schloß also: Amitose erscheint in alten abgenutzten Geweben. Ist dieses Ergebnis durch eine zu weite Fassung des Begriffs Amitose verursacht, so ist es meiner Ansicht nach noch mit einem weiteren Mangel behaftet. Schon GROSS wendet sich mit Recht gegen die Ansicht, daß in degenerierenden Geweben der Eiröhren der Hemipteren überhaupt noch Teilungen vorkommen könnten. Es vollziehen sich bei meinen Objekten in abgenutzten degenerierenden Geweben eben auch keine Amitosen mehr. Im Gegenteil. Jene sog. Amitose tritt gerade in lebensfrischen, wachstumskräftigen Geweben auf. Erst nachdem sie stattgefunden hat — übrigens nicht einmal unmittelbar — setzt jene Zelltätigkeit ein, die zur Abnutzung des Gewebes führt. Es kommen die Amitosen nur unter den Nährzellen und Follikelzellen vor. Betrachten wir zunächst die Amitose unter den Follikelzellen. Ist das Follikelepithel einreihig geworden, so beginnt die Amitose der Kerne. Dabei wird das Wachstum der Zellen durchaus nicht eingestellt. Man sieht dies am deutlichsten bei den Zellen am vorderen Eipol (darunter den sog. Doppelzellen). Was den Prozeß der Kernteilung betrifft, so verweise ich auf die Literatur (insbesondere auf GROSS). Erst nach der Kernteilung beginnt die

Chorionausscheidung, und zwar in einer Weise[1], die erkennen läßt, daß jene Kernteilung eine zur Chorionbildung notwendige Differenzierung war. Daraus geht zunächst hervor: »Das Gewebe, in dem die Amitose stattfindet, ist kein degenerierendes, ist kein abgenutztes, sondern ein durchaus lebenskräftiges. Aber auch als secernierendes kann man das Gewebe auf dem Stadium, auf dem die Amitose vorkommt, nicht bezeichnen. Erst durch die Amitose der Kerne wird das Gewebe überhaupt instand gesetzt, Chorion zu secernieren. Betrachten wir die Amitose in der Endkammer. Die Amitose tritt bei den Nährzellen bereits ziemlich früh auf und wiederholt sich mehrmals, so daß vielkernige Zellen entstehen. Das Wachstum der Zellen ist dabei ein überaus intensives. Man erkennt, daß enorme Mengen Nährstoffe aufgespeichert werden für späteren Bedarf, daß es sich, um einen Ausdruck von Ziegler zu gebrauchen, um stark assimilierende Zellen handelt. Unmöglich kann man aber solche Zellen, die in vollster Lebensarbeit stehen, als degenerierende bezeichnen wollen. Trotzdem zerfallen sie in ziemlich direktem Anschluß an die letzte Amitose. Es wäre aber verkehrt, sagen zu wollen, weil die Amitose stattgefunden hat, degeneriert die Zelle. Diese beiden Prozesse sind nur Stufen einer Entwicklung, dürfen aber keinesfalls unter den Begriff von Ursache und Wirkung gebracht werden. Auch hier zeigt sich also: Das Gewebe, in dem die Amitose auftritt, ist keineswegs ein degenerierendes, auch ist keineswegs eine Degeneration die Folge der Amitose. Es hat sich also bis jetzt ergeben:

1) In dem Ovarium der Hemipteren hat die Amitose nie den Charakter der Vermehrungsteilung.

2) Die Amitose findet nicht statt in abgenutztem oder degenerierendem Gewebe.

3) Die Amitose findet statt in Geweben, die sich durch sie zur Assimilation oder Secretion vorbereiten, und sie findet statt in assimilierendem Gewebe.

Aus dem Gesagten geht klar und deutlich hervor, daß die Amitose im Follikelepithel und in der Endkammer nichts mit einer Vermehrung zu tun hat, sondern daß wir es hier mit einer reinen Differenzierungserscheinung zu tun haben. Das Ziel dieser Differenzierung liegt auch klar zutage. Es handelt sich um Vergrößerung der Kernoberfläche. Wir haben es mit Zellen zu tun, die befähigt werden sollen, intensiv zu arbeiten, sei es zu assimilieren, sei es zu secernieren. Bei allen diesen Prozessen ist nun der Kern das Centralorgan[2]. Die Arbeitsfähigkeit des Kernes hängt aber von seiner Oberfläche ab und diese kann so mehr vergrößert werden als durch einfaches Wachstum des Kernes, ohne daß dies übrigens der einzige Vorteil der Kernteilung wäre. Dieses Streben nach Oberflächenvergrößerung, das zu der Spaltung des Kernes führt, kann unter Umständen eine weitgehende Zerfaserung der Kerne zur Folge haben. Zu demselben Resultate kommt auch v. WIELOWIEJSKI, wenn er schreibt: »Amitotische Kernteilungen finden in den Endkammerzellen ... und in den Follikelzellen ... statt und scheinen ... dem Zwecke der Flächenvergrößerung zu dienen.«

---

[1] Siehe Abschnitt über die Chorionbildung.

[2] Vgl. den Abschnitt über die Chorionbildung.

Ich fasse noch einmal meine Meinung zusammen in den Satz:

»In den Ovarien der Hemipteren ist die Amitose aufzufassen als eine Differenzierungserscheinung mit dem Ziele: Oberflächenvergrößerung durch Kernspaltung; den Namen Amitose möchte ich dieser Erscheinung nicht beilegen, da mit der Amitose in der Regel eine Zellvermehrung verbunden zu sein pflegt.

8. Die Oocyte, ihr Wachstum und ihre Hüllen.

Der folgende Abschnitt soll dazu dienen, über das Wachstum der Oocyte, über Dotter, Dotterhaut und Chorion eine kurze zusammenfassende Darstellung zu geben. Die Einzelheiten weichen zum Teil bei den einzelnen Formen voneinander ab.

Solange die Keimzellen noch eine selbständige Zellgruppe bilden, noch nicht von Follikelzellen umgeben sind und noch nicht mit Nährsträngen in Verbindung stehen, solange zeigt sich ihr Zellplasma völlig homogen. Anders wird das jedoch, wenn sich die Keimzellen mit Follikelzellen umgeben haben und mit Nährsträngen in Verbindung getreten sind. Es treten dann in dem Plasma der Keimzellen Körner auf, die das Aussehen von Dotterkörnern haben. In günstigen Fällen kann man diese Körner bis in die Nährstränge hinein verfolgen. Diese Körner, die relativ wenig zahlreich sind, gruppieren sich in den peripheren Teilen der Oocyte, doch so, daß sie zwischen sich und der Wand der Oocyte eine Zone, etwa von der halben Breite eines Nährstranges frei lassen. Während dieser Vorgänge wächst die Oocyte erheblich, ebenso nehmen jene Körner an Größe zu, ohne daß sich jedoch ihre Zahl wesentlich vermehrt. Dieses Größenwachstum von Oocyte und Dotterbildungsmaterial erfordert zu seinem Verständnis die Annahme der Zuführung von Nahrung. Woher kommen diese Bildungsstoffe? Etwa von den Follikelzellen? Ich glaube das mit Bestimmtheit verneinen zu können. Erstens habe ich nie die geringste Andeutung für ein Übergehen von

Nährsubstanz auf jenen frühen Stadien finden können. Ebensowenig auf älteren.

Zweitens ist auf jenen frühen Stadien eine Secretion der Follikelzellen schon deshalb unwahrscheinlich, weil diese selbst einem intensiven Wandlungsprozeß unterworfen sind, der kenntlich wird durch lebhafte Zellteilungen, Zellverlagerungen und Zellwachstum. Diesen beiden negativen Resultaten habe ich als positives gegenüberzustellen: Drittens ist es sicher, daß durch die Nährstränge Nährmaterial aus der Endkammer nach den Oocyten übergeführt wird. Diese Funktion der Nährstränge — die eigentlich selbstverständlich sein sollte — hat Gross dargetan durch den Nachweis der Strömung des Plasmas. Durch diese Strömung des Plasmas können nicht nur kleine Körnchen, sondern sogar große mit fortgeführt werden[1]. Eine Verbindung der Oocyte mit einem Nährstrang ist selbst dann noch vorhanden, wenn bereits die Bildung der Dotterhaut begonnen hat.

Ist dann die Oocyte beträchtlich herangewachsen, so beginnt die Dotterbildung zum zweitenmal. Wir sehen in den peripheren Schichten der Oocyte, jedoch in einem gewissen Abstande von der Außenwand, zahllose sehr kleine Körnchen auftauchen, die nach innen zu heranwachsen und allmählich die ganze Oocyte mit Dotterkugeln erfüllen. Zwischen diesen Körnchen und der Außenwand des Eies bleibt eine ziemlich homogene Zone, die erst sehr spät ausgefüllt wird. Der Eintritt dieser zweiten Dotterbildung scheint in einem zeitlichen Zusammenhang mit dem Beginn der Chorionbildung zu stehen. Das Material wird auch hier allein durch die Nährstränge geliefert. Die Gründe zu dieser Ansicht sind die vorhin angeführten. Hier ist dann freilich hinzuzufügen, daß man bei älteren Oocyten oft Erscheinungen wahrnimmt, die zunächst das Gegenteil zu beweisen scheinen. Man sieht in den Follikelzellen Körnchen und in der Oocyte korrespondierend gelegene Körnchen, wie es De Bruyne zeichnet. Leider ist auf diesen Stadien (bei fast allen Formen) bereits eine Dotterhaut vorhanden, so daß die Körnchen aus der Follikelzelle nicht gut nach der Oocyte können, es sei denn, daß durch die Dotterhaut eine Diosmose stattfindet. Das sollen sie auch gar nicht, denn es sind gar keine Dotterkörner, sondern wir haben Chorionbildungsmaterial vor uns.

Die bisherigen Resultate fasse ich dahin zusammen:

1) Die Dotterbildung vollzieht sich in zwei Etappen.

2) Das zur Dotterbildung und zum Wachstum der Oocyte nötige

---

[1] Nach diesen Ausführungen brauche ich wohl über die Ansicht De Bruynes von der Phagocytennatur der Keimzelle nichts mehr zu sagen.

Material wird allein durch die Nährstränge geliefert. Die Follikelzellen leisten keinen Beitrag dazu.

Zur Unterstützung dieser Resultate zitiere ich GIARDINA[1]:

Questo esperimento . . . esclude la continuità protoplasmatica tra i due elementi (Follikelzellen und Oocyte).

Tutto ciò permette di asserire che le cellule follicolari e l'oocite degli insetti hanno fra loro rapporti di semplice contatto, non di continuità di struttura.

Alcuni infatti credono ad una trasmissione di sostanze figurate come granuli di tuorlo o di grasso dalle cellule follicolari all' oocite, il che è possibile solo ammettendo una continuità dei protoplasmi. Ma questo modo di nutrizione è tutt' altro che dimostrato, ed io credo anzi che sia completamente da escludersi.

. . .; e, se si tien presente ciò che abbiamo detto sulla teoria della continuità del plasma germinativo e sull' origine dell' oocite, sembrerà sempre meno verosimile la possibilità di tali rapporti diretti tra l'oocite e il soma.

Die Dotterhaut bietet der Untersuchung große Schwierigkeiten. Daß sie vom Ei aus gebildet wird, steht wohl fest und wird nicht mehr bestritten. Auffällig ist es aber, daß sich für die Zeit der Bildung der Dotterhaut keine Übereinstimmung finden läßt. Im allgemeinen hat die Dotterhautbildung begonnen, ehe die Chorionbildung angefangen hat. Für einige Formen wird das Gegenteil behauptet. Für *Pyrrhocoris apterus* konnte ich bereits in meiner vorläufigen Mitteilung die Grenzen etwas enger ziehen, ohne daß es mir jedoch gelang, den Beginn der Dotterhautbildung vor dem Anfang der Chorionbildung wahrzunehmen. Trotzdem erscheint es mir nicht ausgeschlossen, daß es vielleicht einmal gelingen wird, festzustellen, daß sich vor Beginn der Chorionbildung bereits ein ganz dünnes Dotterhäutchen ausgeschieden hat, das erst allmählich zu der eigentlichen Dotterhaut heranwächst. Wenigstens scheint mir eins meiner Präparate darauf hinzudeuten.

Die Chorionbildung endlich stellt einen Secretionsprozeß dar. Vollzogen wird er von den Follikelepithelzellen, die zu diesem Zweck einen besonderen Differenzierungsprozeß durchzumachen haben, so daß Doppelkernzellen entstehen. Das Chorion wird nie in der Zelle gebildet, wohl aber wird in der Zelle der Chorionbildungsstoff produciert. Einzelheiten, die ich bei der Chorionbildung der verschiedenen Formen anführen will, scheinen dafür zu sprechen, daß das Chorionbildungsmaterial wohl durch die Kerne hindurch geht. Das in der Zelle produzierte Material wird stets, auch bei den sog. »Doppelzellen« nach der Peripherie geschafft und dort ausgeschieden. Dem scheinbar widersprechende Bilder können dadurch entstehen, daß eine Zelle sich hutförmig über ihre Ablagerung stülpt (Eistrahlen von *Nepa*). Die Bildung der Erhöhungen und Vertiefungen erfolgt übereinstimmend nach dem Prinzip, daß Teile der Zelle sich vor ihren Absonderungen zurückziehen, während andre das nicht tun. Die Bildung der Anhänge kann von einer Zelle besorgt werden. Dann schiebt sich diese vor der Secretmasse her. Bei diesem Modus scheinen nur massive Eistrahlen zu entstehen. Es können sich aber auch mehrere Zellen an der Bildung eines Eianhanges beteiligen. Dann kann es leicht zur Bildung eines Kanals in dem Anhang kommen. Zum Schlusse wird das Ei noch von einer Schleimhülle umgeben. Im allgemeinen wird diese Schleimhülle von dem Follikelepithel des entsprechenden Eies geliefert. Eine Ausnahme bildet z. B., wie schon Gross angibt, *Asopus bidens*.

---

[1] Ich lege Wert darauf, zu bemerken, daß ich die Ausführungen GIARDINAS erst las, als diese Resultate bereits festlagen.

Die Schleimhülle dient wohl dazu, den Zusammenhang zwischen Ei und Follikelepithel zu lockern, insbesondere bei den Formen, die zahlreiche Chorionhervorragungen besitzen. Des weitern fördert die Schleimhülle das Hinabgleiten des Eies, indem sie die Vertiefungen der Schale ausfüllt. Möglicherweise dient sie auch den Spermatozoen als Substrat, durch das sie sich nach den Micropylen hin bewegen.

9. Dotterbildung bei Nepa cinerea.

Wie schon erwähnt, vollzieht sich die Dotterbildung in zwei Etappen. Die Bildung des Dottermaterials beginnt, wenn sich die Keimzelle mit Follikelzellen umgeben hat und mit einem Nährstrang in Verbindung getreten ist. Es treten dann in den Keimzellen Körnchen — besser wäre Tröpfchen — auf, die dasselbe Aussehen und Verhalten zeigen, wie das spätere Dottermaterial.

Anfänglich liegen diese Körnchen dem Keimbläschen ziemlich dicht an. Beim Wachstum der Oocyte kommen sie mehr in den peripheren Teil, dabei an Größe zunehmend (Fig. 22). Es bleibt aber zwischen der Wand der Oocyte und den Körnchen eine Zone frei, etwa halb so breit wie ein Nährstrang. Es könnte sich möglicherweise hier auch wirklich um die Fortsetzung des Nährstranges handeln. Vielleicht ist aber auch die Frage Leydigs zu bejahen, der schreibt: »Man darf daher auch fragen, ob nicht jene dünnere, äußere, hyaline Schicht ... für gleichwertig zu halten sei einer Zona radiata ohne sichtbare strahlige Strichelung.« Die Frage nach der Herkunft dieser Körnchen wage ich kaum zu beantworten. An einer noch im Keimlager befindlichen Keimzelle konnte ich die Körnchen bis in den Nährstrang hinein verfolgen. Ihre Größe nahm dabei stets ab (Fig. 20). Danach scheint für die Herkunft der Körnchen eine doppelte Annahme möglich. Entweder sie werden in dem protoplasmatischen Raume der Endkammer gebildet und in die Oocyte verlagert, oder sie entstehen in der Oocyte selbst.

Die erste Annahme erscheint mir unwahrscheinlich, da ich weder in der Endkammer noch in einem ausgebildeten Nährstrang irgendeine Spur solcher Körner wahrnehmen konnte, mit Ausnahme der Übergangsstelle von Nährstrang und Oocyte. Aus Beobachtungen bei der sekundären Dotterbildung erscheint es mir wahrscheinlich, daß die auftretenden Körnchen auf Grund einer intensiven Ernährung der Keimzelle einerseits und der Einwirkung des Keimbläschens anderseits entstehen. Ich folge damit der Ansicht Leydigs: »Selbst bei Arthropoden, den Insekten z. B., wo noch am ehesten vermutet werden könnte, daß die Zunahme des Dotters auf teilweiser Betätigung der Umhüllungs- und Nachbarzellen beruhen möge, konnte eine hierfür ausschlaggebende Tatsache nicht festgestellt werden. Jedenfalls bleibt darüber kein Zweifel, daß die Dotterkugeln der Hauptmasse nach Erzeugnisse des Eies selber sind ...«

Es ist schon erwähnt worden, daß die Zahl der primären Dotterkörner verhältnismäßig gering ist — im Vergleich zur Zahl der sekundären — und daß bis zum Beginn der sekundären Dotterbildung eine wesentliche Steigerung der Zahl der Dotterkörner nicht eintritt. Eine Erklärung dieser Erscheinung läßt sich vielleicht so geben: Das zugeführte Nährmaterial wird in erster Linie zum Größenwachstum der Zelle benutzt. Ist die Zufuhr größer als der Bedarf, so wird der Überschuß als Reservematerial in Gestalt jener Körnchen aufgehäuft. Sehr gut stimmt damit überein, daß Abnahme des Größenwachstums und Beginn und Zunahme der sekundären Dotterbildung einander parallel laufen.

Im Laufe der Zeit erleidet dann Größe und Substanz der Körnchen eine Änderung. Die Größe nimmt allmählich zu, wenn auch in geringem Maße; die Änderung der Substanz zeigt sich darin, daß sie ihre Färbbarkeit durch Hämatoxylin einbüßt und dem Schneiden einen größeren Widerstand entgegensetzt.

Die sekundäre Dotterbildung beginnt noch ehe die Oocyten ihre volle Größe erreicht haben. Wir sehen nämlich an dem Rande der Zone, nach der Oocyte zu feinste Körnchen auftreten, die allmählich größer werden und von den nachfolgenden immer mehr in die Oocyte hineingedrängt werden (wie schon vorher die primären Dotterkörner) (Fig. 12). Immer mehr füllt sich die Oocyte mit Körnchen an; die Zone bleibt jedoch so lange unverändert, bis die ganze Oocyte mit Körnchen erfüllt ist. Erst dann erscheinen Körnchen auch in der Zone. Bei diesen Vorgängen spielt das Keimbläschen eine wesentliche Rolle, wie sich aus folgendem ergibt:

Wir sehen in dem Keimbläschen Massen auftreten, die sich der Farbe gegenüber verhalten wie das Dottermaterial. Diese Massen liegen erst dem Nucleolus an, verbreiten sich dann in dem Keimbläschen und verschwinden schließlich aus demselben. Fig. 13 zeigt ein Keimbläschen mit zwei Nucleolen. Beide Nucleolen zeigen zahlreiche Vacuolen. An andern Präparaten sieht man oft an dem Rande dieser Vacuolen sich intensiv färbende Massen gelagert. Hier in Fig. 13 sieht man, wie solche Massen an dem Rande des Nucleolus im Keimbläschen liegen, gerade als ob sie im Begriffe wären, aus dem Nucleolus herauszuquellen. Fig. 12 zeigt dann ein Keimbläschen, in dem jene erwähnte Masse teils dem Nucleolus angelagert ist, teils sich bereits nach dem Rande des Keimbläschens begeben hat. Etwas Ähnliches zeigt Fig. 22. Es macht also den Eindruck, als ob Substanzen durch die Wand des Nucleolus in das Keimbläschen, und durch die Wand des Keimbläschens in die Oocyte diffundierten, Substanzen, die zur Entstehung der Dotterkörnchen Anlaß geben. Fasse ich zusammen, so könnte ich etwa sagen:

1) Die Ernährung der Oocyte geschieht allein durch die Nährstränge. Der Überschuß an Nährmaterial wird nach einer entsprechenden Verarbeitung als Reservestoff in Gestalt von Körnern aufgehäuft.

2) Die Verarbeitung des Nährmaterials erfolgt unter Mitwirkung von Kern und Kernkörper der Oocyte.

Das Dottermaterial macht im Laufe der Zeit noch eine weitere Differenzierung durch. Während die Körnchen anfangs sehr klein sind, zeigen sie schließlich eine erhebliche Größe. Während sie ursprünglich sich mit Hämatoxylin intensiv färben und sich beim Schneiden als weich erweisen, erhärten sie später erheblich und färben sich nur noch sehr schwach. Ferner kann man beobachten, wie sich schließlich eine ganze Zahl Dotterkörner zu einer Dotterscholle vereinigt. Diese Vereinigung erscheint jedoch nur eine mechanische, da sich solche Schollen meist — wenn auch nur in geringem Maße ungleichmäßig färben und dadurch oft noch eine Zusammensetzung erkennen lassen. Auch beim Zerbrechen einer Scholle bilden sich stets Bruchlinien aus, die auf eine Zusammensetzung der Scholle aus Körnern schließen lassen.

Zugleich mit der sekundären Dotterbildung setzt auch die Dotterhautbildung ein. Es handelt sich dabei nicht um eine einfache Erhärtung einer Rindenschicht der Oocyte. Als erste Spur der Dotterhaut sieht man eine feine Punktreihe, die sich schließlich zu einer Haut zusammenschließt (Fig. 21).

10. Die Bildung des Chorions und seiner Anhänge bei Nepa cinerea.

Die Chorionbildung wird durch eine geeignete Differenzierung der Follikelepithelzellen vorbereitet bzw. ermöglicht. Ich schließe das daraus, daß die Vorgänge, die für den Beginn der Chorionbildung charakteristisch sind, erst dann eintreten, wenn sich die Kerne der Follikelepithelzellen geteilt haben, wenn alle Zellen zweikernig geworden sind. Die Teilungsebene zeigt keine konstante Richtung (Fig. 15, 16). Sie kann zur Längsachse des Eies in jeder beliebigen Richtung verlaufen. Oft findet man Zellen mit verschiedenem Verlauf der Teilungsebene dicht nebeneinander. Der Chorionbildung geht der Beginn der sekundären Dotterbildung voraus. Nach der Bildung der Dotterhaut, jedoch noch ehe das Ei völlig mit Dotter erfüllt ist, beginnt die Produktion des Chorionbildungsmaterials in den Follikelepithelzellen des vorderen Eipoles. Es handelt sich dabei um die Bildungszellen der Eistrahlen und die von ihnen eingeschlossenen Zellen. Wir sehen wie hier (Fig. 14) allerfeinste Tröpfchen in den Zellen auftreten. Die Tröpfchen liegen in Gruppen zusammen. Die Lage dieser Gruppen ist verschieden, so daß es den Eindruck gewinnt, als ob die Substanz der Tröpfchen einen Weg durch die Zelle zurücklegen müßte. Das kann aber nur dadurch eine Erklärung finden, daß es sich um Substanzströmungen handelt, die von dem Kern ausgehen, oder wenigstens unter dem Einfluß des Kernes stehen. Die Tröpfchen werden dann von der Zelle ausgeschieden. Im weiteren Verlauf der Chorionbildung tritt das Bildungsmaterial reichlicher auf. Es finden sich dementsprechend derbere Tröpfchen in den Zellen. Diese treten zunächst zwischen den Kernen und um die Kerne herum auf, zerstreuen sich jedoch allmählich durch die ganze Zelle (Fig. 15, 16). Dabei zeigen sich vielfach die Kerne verändert. Die scharfe Begrenzung geht verloren, so daß eine Grenze zwischen Kern und Zelle nicht mehr auffindbar ist und Zell- und Kernsubstanz fingerförmig ineinander eingreifen. Auch diese Beobachtungen veranlassen mich wieder zu dem Schluß: Der Kern der Follikelepithelzelle spielt eine wesentliche Rolle bei der Bildung und Ausscheidung des Chorionmaterials.

Über die Struktur des Chorions schreibt Korschelt: Das Chorion von *Nepa* besteht aus drei Lagen, dem von Leuckart beschriebenen

Exo- und Endochorion und einer dritten sehr dünnen Schicht, welche das Endochorion nach innen begrenzt. Diese letztere Lage erscheint auf Schnitten als ein homogener cuticula-ähnlicher Saum des Chorions. Das Endochorion ist zart und höckerig. Das Exochorion zeigt eine sechseckige Felderung. Auf jedem Felde erheben sich vier bis sechs kleine Höcker; diese besitzen eine Öffnung, welche sich nach unten in einen Kanal auszieht und die ganze Dicke dieser Lage durchsetzt. Das Exochorion ruht auf den Hervorragungen des Endochorions. Zwischen beiden entsteht auf diese Weise ein freier Raum, der sich durch die Kanäle des Exochorions mit Luft erfüllen kann.

Diese Beschreibung trifft nicht in allen Punkten zu. Bei dem Chorion lassen sich zwei durch die Beschaffenheit des Materials verschiedene Teile unterscheiden. Der eine Teil des Chorions ist homogen, der andre zeigt eine körnige Struktur. Der homogene Teil, er sei Exochorion[1] genannt, ist zugleich hart und nimmt Hämatoxylin kaum an[2]. Der aus Körnchen aufgebaute Teil, ungefähr das Endochorion Leuckarts, ist weich und nimmt Hämatoxylin mehr oder weniger gut an.

Außen liegt das Exochorion. Es besteht, wie schon gesagt, aus einer homogenen Schicht, die Hämatoxylin kaum oder gar nicht mehr annimmt (Fig. 24). Trotzdem das Exochorion homogen ist, so zeigt es doch gewisse Verschiedenheiten des Materials: Die äußeren Schichten sind dunkler als die inneren (Fig. 24, 18, 19). Bezüglich der weiteren Differenzierung des Exochorions stimme ich mit Leuckart und Korschelt überein, nur gibt Korschelt die Zahl der Höcker mit vier bis sechs zu gering an, auch muß die Felderung nicht gerade sechseckig sein, ich fand die Felder recht oft fünfeckig. Aber auch andre Polygone kommen hier und da vor.

Nach innen zu folgt auf das homogene Exochorion das körnige Endochorion. Dieses ist, wie Korschelt angibt, zweischichtig.

Beide Schichten sind körniger Natur. Die äußere Schicht ist breiter und gröber gekörnelt. Die innere Schicht ist viel schmäler und nicht, wie Korschelt meint, homogen, sondern besteht aus äußerst feinen Körnchen (Fig. 24, 17, 18, 19). Damit sind jedoch noch nicht alle Teile des Chorions aufgezählt. Es gibt noch eine dritte Endochorionschicht — wenn man mit Endochorion die körnigen Schichten bezeichnen will —, die allerdings von dem Exochorion ganz eingeschlossen ist[1]. An der Basis des Exochorions, aber völlig von diesem eingeschlossen, findet sich zwischen den Kanälen eine Schicht, die ebenfalls körniger Natur ist und sich im Gegensatz zu allen andern Teilen des Chorions äußerst intensiv mit Hämatoxylin färbt. In der Breite dieser Schicht ist das Exochorion auf die Wände der Kanäle reduciert. Weiter nach innen schließt sich das Exochorion wieder zu einer Lamelle zusammen. Diese Lamelle wurde von den früheren Autoren übersehen bzw. zu dem Endochorion gerechnet. Dadurch konnte die Meinung entstehen: Das Exochorion ruht auf den Hervorragungen des Endochorions. Das ist nicht der Fall. Die Grenzlinien der beiden Endochorionschichten sind gerade Linien. Das einzige, was bei ihnen auffällt, ist, daß ihre Körnchen sich etwas intensiver färben als die benachbarten der Schichten (Fig. 24, 18, 19).

---

[1] Es stimmt dieses Exochorion, wie sich nachher ergeben wird, nicht ganz mit dem Exochorion Leuckarts überein.

[2] Andern Farbstoffen gegenüber verhalten sich die verschiedenen Bestandteile des Chorions gerade umgekehrt.

Diese dritte Endochorionschicht erfordert nun eine Erklärung. Früher war sie als luftführende Schicht angesehen worden. Sie steht jedoch weder mit der Außenluft noch mit dem Ei in direkter Verbindung. Weder die Porenkanäle (Fig. 24) noch die Eistrahlen (Fig. 26) zeigen eine Verbindung mit dieser Schicht. Es bleibt also nichts andres übrig, als eine neue Erklärung zu suchen. Ich kann da nur Vermutungen aussprechen. Vielleicht hat diese Schicht einen rein mechanischen Zweck, d. h. sie dient dazu, eine größere Festigkeit und Elasticität des an sich spröden Materials zu bewirken[2].

Durch das ganze Chorion hindurch ziehen sich Kanäle, die sich besonders deutlich in dem Exochorion zeigen (Fig. 17, 18, 19, 24). Diese Kanäle münden in kleinen Höckern des Exochorions. In der Nähe dieser Höcker erweitern sich die Kanälchen birnenförmig und senden kleinere Kanälchen nach dem Höcker. Die Kanälchen werden so gebildet, daß dünne Zellfortsätze um sich herum Chorion secernieren und sich dann zurückziehen. Leuckart erklärt diese Kanälchen wohl mit Recht als Lüftungsapparate. Als luftführende Schichten sind dann die zwei inneren Endochorionschichten anzusehen. Es besteht jedoch kein Zweifel, daß Spermatozoen durch diese Kanälchen hindurch können. Dagegen erscheint es fraglich, ob sie am inneren Ende der Kanälchen heraus und durch die Dotterhaut in die Oocyte hineinkönnen. Abgesehen davon spricht gegen die Auffassung dieser Kanälchen als Micropylen noch ihre große Zahl und die Tatsache, daß am vorderen Eipole besondere Micropylkanäle vorhanden sind. Man wird also wohl mit Leuckart diese Kanälchen als Durchlüftungsorgane anzusehen haben (Fig. 17, 18, 19, 24).

---

[1] Ich trage kein Bedenken, diese Schicht Endochorion zu nennen, trotz ihrer Lage, da ich sie ihrer Struktur nach nicht gut Exochorion nennen kann und jeder andre Name zu denselben Bedenken Veranlassung geben muß, wie Endochorion.

[2] Eine andre Erklärung siehe S. 376 Text und Anm.

An zwei Stellen zeigt das Chorion eine besondere Differenzierung, am vorderen und am hinteren Eipole. Der hintere Eipol zeigt eine — bei allen Hemipteren übliche — Verdickung des Chorions (Fig. 25). Die Endochorionschichten setzen sich nicht in diesen Teil des Chorions fort. Dagegen findet sich in dem sehr breiten Chorion eingeschlossen über diese Schichten dachziegelförmig hinweggreifend eine körnige Schicht, die sich mit Hämatoxylin intensiv färbt. Das Endochorion ist also gewissermaßen etwas nach außen verschoben. Kanäle finden sich in diesem Teile des Chorions nicht. Die Verstärkung des massiven Exochorions und die Einschiebung einer abgeschlossenen lufterfüllten Schicht an der Anheftungsstelle mag wohl den Zweck haben, das Ei möglichst vor äußeren Einflüssen zu schützen. Das homogene Exochorion verhindert ein Eindringen von Fremdsubstanzen. Die poröse, lufterfüllte Schicht mindert wohl die Wärmeleitungsfähigkeit[1] und schützt so vor allzuschroffen Temperaturdifferenzen. An dem vorderen Eipole finden wir zunächst die Eistrahlen. Die Beschreibung derselben findet man in der Arbeit von Korschelt. Ich füge nur hinzu, daß die poröse Innenschicht aus Körnchen verschiedener Dicke besteht, die gröberen liegen außen, die feineren innen. Die allerfeinsten bilden einen Gang, der sich nach der Basis des Strahles zu immer mehr verengert und schließlich als feiner Strang in das Ei mündet (Fig. 26).

In dem Gebiet zwischen den Eistrahlen überwiegt wieder das Exochorion. Von dem Endochorion existiert nur die innerste Schicht aus allerfeinsten Körnchen und auch diese ist oft kaum wahrnehmbar (Fig. 26, 27). In der Mikropylengegend findet man dann noch den innersten Streifen des homogenen Exochorions von gröberen Körnchen durchsetzt.

Die Struktur der Chorionpartie des vorderen Eipoles ist nun recht eigenartig. Wie Korschelt angibt, besteht die Außenschicht des Eistrahles — wenigstens in seinen unteren Teilen — aus einer homogenen Chorionlamelle. Diese Chorionlamellen der einzelnen Strahlen verschmelzen nun nicht ohne weiteres, sondern greifen zunächst dachziegelförmig übereinander, wie es scheint getrennt von einer ganz dünnen Schicht körnigen Materials. Erst in der Mitte, wo die Mikropylkanäle auftreten, kommt wieder ein zusammenhängendes Chorionfeld zustande (Fig. 26, 27). Wir haben es offenbar mit einem Deckelapparat zu tun. Es scheint mir, als ob bei der Sprengung dieses Deckels möglicherweise verschiedene Quellbarkeit der Lamellen eine Rolle spielt.

---

[1] So wäre möglicherweise auch die Bedeutung der von dem Exochorion eingeschlossenen Endochorionschicht zu erklären. Doch scheint es mir nicht wahrscheinlich.

Eine weitere Differenzierung, die vielleicht ebenfalls mit der Sprengung des Chorions zusammenhängt, zeigt Fig. 27. Über ihre Bedeutung bin ich mir nicht im klaren, da diese Differenzierung sich nur an einer eng begrenzten Stelle des Chorions findet und nicht etwa rund herum geht. Die Anzahl der Micropylkanäle wird von LEUCKART wie von KORSCHELT mit zwei angegeben, ich fand deren stets mehrere. Ist das Chorion fertig gebildet, so wird von dem Peritonealepithel eine Schleimhülle abgeschieden. Diese Abscheidung ist begleitet von einer Degeneration der Follikelepithelzellen (Fig. 24). Über die Bedeutung der Schleimhülle habe ich mich in Abschnitt 8 ausgesprochen.

Zusammenstellung der Resultate der Abschnitte 1—8.

A. Anatomische Resultate.

Die Peritonealepithelhülle ist auf frühen Stadien mehrschichtig, auf späteren Stadien wird sie einschichtig (S. 339—341).

Die Tunica propria besteht aus zwei strukturlosen Lamellen, die in der Jugend durch eine Zwischenschicht getrennt, allmählich durch Degeneration der Zwischenschicht so verschmelzen, daß sie schließlich nicht mehr unterschieden werden können. Die Tunica propria wird durch Secretion gebildet, und zwar die innere Lamelle von einem Epithel wandständiger Zellen der Endkammer, die äußere Lamelle von den Zellen der Zwischenschicht (S. 341—346).

Bei den Hemipteren ist der Endfaden meist von der Endkammer durch die Tunica propria getrennt. Auch dort, wo dies nicht der Fall ist, wo sich der Endfaden als Fortsetzung der die Endkammer auskleidenden Epithelzellen zeigt, besteht eine scharfe Abgrenzung der Epithelzellen des Endfadens gegen die Geschlechtszellen der Endkammer. Der Endfaden dient ausschließlich als Aufhängeband (S. 346—348).

Der Eiröhrenstiel zeigt sich auf jungen Stadien als gerade Röhre ohne Krausen und Falten, erst auf älteren Stadien ist er mannigfach gekraust und gefaltet (S. 348—349).

Die Endkammer ist ausgekleidet von einer Schicht Follikelepithelzellen, der Matrix der inneren Lamelle der Tunica propria. Auf genügend jungen Stadien ist die Endkammer ausschließlich erfüllt von zwei scharf getrennten Zellgruppen, den Keimzellen und Nährzellen. Eine Ausnahme bildet nur *Naucoris cimicoides.* Auf späteren Stadien findet sich eventuell ein Keimlager, das entsteht, indem sich Follikelepithelzellen zwischen die Keimzellen schieben (S. 349—359).

B. Zell- und Kernteilungen.

Zellteilungen finden statt im Peritonealepithel, im Endfaden, im Eiröhrenstiel, im Follikelepithel, in der Endkammer. Diese Zellteilungen vollziehen sich stets unter dem Bild der Mitose, nie amitotisch.

Die Kernteilungen der Nährzellen und Follikelzellen, die amitotisch verlaufen, führen nie zur Zellteilung. Diese Teilungen sind keine Vermehrungsteilungen, sondern Differenzierungsteilungen. Sie bezwecken gar nicht eine Zellvermehrung und können deshalb in keiner Weise gegen die Möglichkeit einer propagativen Amitose Beweiskraft besitzen (S. 363—367).

C. Herkunft der Zellen.

Die Zusammengehörigkeit der einzelnen Zellen regelt sich folgendermaßen: Als gemeinsamen Ursprungs sind anzusehen: Die Zellen des Peritonealepithels, des Endfadens, des Eiröhrenstieles, des Endkammer- und Follikelepithels. Diesen somatischen Zellen stehen gegenüber die Geschlechtszellen, d. h. die Nährzellen und Keimzellen (S. 367—370).

D. Funktion der Zellen.

Die Nährzellen liefern das zur Ernährung der Oocyte notwendige Material. Dieses wird durch die Nährstränge den einzelnen Oocyten zugeführt.

Die Follikelepithelzellen leisten keinen Beitrag zur Ernährung der Oocyte, dagegen liegt ihnen die Produktion des Chorionbildungsmaterials ob. Bei den Secretionsprozessen spielt der Kern eine wesentliche Rolle.

Marburg, im April 1906.

Litteraturnachweis.

Eine Zusammenstellung der auf den behandelten Gegenstand bezüglichen Literatur findet sich in den Arbeiten von Gross. Ich führe von den benutzten Arbeiten nur diejenigen noch einmal an, die besonders eingehend berücksichtigt wurden.

C. de Bruyne, Contribution à l'étude physiologique de l'amitose. Livre Jubilaire dédié à Charels van Bambeke. Bruxelles 1899.

A. Giardina, Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel *Dytiscus*. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. V, 18. 1901.

J. Gross, Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage. Diese Zeitschr. Bd. LXIX. 1901.

— Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. XVIII. 1903.

R. Heymons, Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia germanica*. Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1891.

E. Korschelt, Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.

— Zur Bildung der Eihüllen, der Mikropylen und Chorionanhänge bei den Insekten. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. Bd. LI. 1887.

— Über einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insektenovarien. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.

— Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrb. Bd. IV. Anat.

R. Leuckart, Über die Mikropyle und den feineren Bau der Schalenhaut bei den Insekteneiern. Arch. f. Anat. u. Phys. 1855.

F. Leydig, Beitrag zur Kenntnis des tierischen Eies in unbefruchtetem Zustande. Zool. Jahrb. Bd. III. Anat.

F. Preusse, Über die amitotische Kernteilung in den Ovarien der Hemipteren. Diese Zeitschr. Bd. LIX. 1895.

H. v. Wielowiejski, Zur Kenntnis der Eibildung bei der Feuerwanze. Zool. Anz. 1885.

Weitere Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Insektenovariums. Arbeiten aus den zoologischen Instituten der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest. T. XVI. Heft 1. 1905.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

ef Endfaden,
p. e. Peritonealepithel,
zw Zwischenschicht,
t. p. Tunica propria,
t. p.$_1$ Tunica propria, innere Lamelle,
t. p.$_2$ Tunica propria, äußere Lamelle.

Tafel XIX und XX.

Fig. 1. *Pentatoma nigricorne.* Längsschnitt durch die Eiröhre einer Larve. 1 : 415.

Fig. 2. *Pentatoma nigricorne.* Längsschnitt durch die Endkammerspitze einer Larve. 1 : 275.

Fig. 3. *Pentatoma nigricorne.* Längsschnitt durch die Endkammerspitze eines jungen Tieres. 1 : 275.

Fig. 4. *Syromastes marginatus.* Längsschnitt durch die Endkammerspitze eines jungen Tieres. 1 : 180.

Fig. 5. *Pentatoma dissimile.* Längsschnitt durch die Endkammerspitze einer Larve. 1 : 225.

Fig. 6. *Pyrrhocoris apterus.* Längsschnitt durch die Endkammerspitze einer Larve. 1 : 395.

Fig. 7. *Lygaeus saxatilis.* Längsschnitt durch die Endkammerspitze eines jungen Tieres. 1 : 180.

Fig. 8. *Notonecta glauca.* Längsschnitt durch die Endkammerspitze eines alten Tieres. 1 : 180.

Fig. 9. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch die Endkammerspitze eines alten Tieres. 1 : 200.

Fig. 10. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch die Endkammer in der Gegend des Keimlagers. 1 : 450.

Fig. 11. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch eine Eikammerwand. Mitose. 1 : 1450.

Fig. 12. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch eine Oocyte. Dotterbildung. 1 : 285.

Fig. 13. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch eine Oocyte. Dotterbildung. 1 : 500.

Fig. 14. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch eine Oocyte. Beginn der Chorionbildung am vorderen Eipole. 1 : 275.

Fig. 15. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch eine Oocyte. Chorionbildung. 1 : 395.

Fig. 16. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch eine Oocyte. Chorionbildung. 1 : 510.

Fig. 17. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch eine Oocyte. Chorionbildung. 1 : 900.

Fig. 18. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch das Chorion. 1 : 510.

Fig. 19. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch das Chorion. 1 : 1200.

Fig. 20. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch die Endkammer in der Gegend des Keimlagers. Dotterbildung. 1 : 285.

Fig. 21. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch eine Oocyte. Dotterhaut. 1 : 460.

Fig. 22. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch eine Eiröhre eines alten Tieres. Dotterbildung. 1 : 220.

Fig. 23. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch eine Oocyte. Vorderer Eipol. Bildung des Eistrahles. 1 : 240.

Fig. 24. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch das Chorion. 1 : 720.

Fig. 25. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch den hinteren Eipol. 1 : 180.

Fig. 26. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch den vorderen Eipol. Mikropyle. 1 : 190.

Fig. 27. *Nepa cinerea.* Längsschnitt durch den vorderen Eipol. Deckelapparat. 1 : 144.

Zur Kenntnis des Nerven- und Excretionssystems einiger Süßwassertricladen nebst andern Beiträgen zur Anatomie von Planaria alpina.

Von

H. Micoletzky, cand. phil.

(Aus dem zoologisch-zootomischen Institute der Universität Graz.)

Mit Tafel XXI—XXIII.

Für *Planaria alpina* (Dana) stand mir von Örley in der hohen Tatra, von P. Steinmann in der Umgebung von Basel, von A. Meixner auf der Koralpe (August 1905), sowie von mir ebenda (November 1905) selbst gesammeltes und konserviertes Material in größter Menge zur Verfügung.

Außerdem dienten mir für das Studium des Nervensystems *Planaria polychroa* O. Schm. (Coll. Dr. R. v. Stummer-Traunfels, Temes Kubin im Donauried) und *Polycelis cornuta* O. Schm. (Umgebung Graz); den Excretionsapparat untersuchte ich außer an den genannten Formen auch an *Planaria lactea* O. F. Müller (*Dendrocoelum lacteum* Oe.) und *Polycelis nigra* O. F. Müller (ebenfalls Umgebung Graz).

Gleich an dieser Stelle sei es mir gestattet, meinen Lehrern, den Herren Professoren L. v. Graff und L. Böhmig den tiefsten Dank auszusprechen, desgleichen Herrn Demonstrator A. Meixner für seine vielfache Hilfe besonders bei der Beschaffung des Materials.

Äußere Form. *Planaria alpina*[1] ist von gestreckter, ziemlich schlanker Form und erreicht eine Länge von 16 mm bei einer Breite von 3—5 mm; die meisten geschlechtsreifen Individuen sind jedoch etwa 10 mm lang. Die größte Breite liegt hinter der Körpermitte in der Pharyngealgegend. Das Hinterende ist stumpf zugespitzt, der Vorderrand quer abgestutzt und seitlich in zwei etwa 1 mm lange Tentakel ausgezogen, welche weniger spitz und weniger beweglich als jene von *Polycelis cornuta* sind, so daß sich bei aufmerksamer Beobachtung schon hieran die beiden Formen unterscheiden lassen. Zwischen diesen Tentakeln liegt in der Mitte des Vorderrandes eine kleine Hervorwölbung, welche Konvexität jederseits allmählich in eine schwache Konkavität und damit in die etwas nach vorn gerichteten Tentakeln übergeht. Dieser, wohl auch als Kopflappen angesprochene Körperabschnitt ist vom Rumpf durch eine seichte, halsartige Einschnürung getrennt.

---

[1] Syn.: *Hirudo alpina* Dana 1766, *Planaria torva* Carena 1870, *Planaria arethusa* Dalyell, *Planaria abscissa* Ijima 1887, *Planaria alpina* Kennel 1888, Collin 1891, Zschokke 1891, Voigt 1892, *Planaria montana* Chichkoff 1892.

Sehr charakteristisch ist die Lage der beiden kleinen Augen (vgl. Fig. 1, 2, 3). Ihre Entfernung vom Vorderrande ist etwa dreimal so groß als ihr gegenseitiger Abstand, der ebenso groß ist als ihre Entfernung vom Seitenrande, welche Verhältnisse durch Contractionen begreiflicherweise mannigfachen zeitweiligen Abänderungen unterworfen sind. Die äußere, konkave Seite eines jeden Auges wird von einem halbmondförmigen, pigmentlosen und deshalb weiß erscheinenden Fleck eingesäumt.

Farbe: Im allgemeinen wechselt die Färbung der Oberseite unsrer Tiere von schwarzbraun durch graubraun zu dunkelgrünlichgrau. Die Mitte des Rückens ist dunkler, Vorderrand, Pharyngeal- und Penisgegend erscheinen etwas lichter. Die beiden Tentakel sind zumeist von der Spitze her dunkel pigmentiert. Doch möchte ich mit Borelli (93) auf Farbenvariationen aufmerksam machen. So fand ich unter einigen Hundert Exemplaren mannigfache Unterschiede. Gefleckte Tiere (Fig. 1) zeigten meist ein pigmentloses Hinterende; dieses Fehlen der Farbe kann sich aber auch auf den ganzen Körper ausdehnen, wie Fig. 2 zeigt. Durch Färbung des Darminhalts solcher Individuen kommen selbst grünliche Formen (Fig. 3) zustande. Schwachgefärbte Tiere spielten auch ins Rötliche, eine sonst nur der pigmentarmen Bauchseite zugehörende Farbe.

Von inneren Organen erkennt man dorsalseits infolge der dunklen normalen Färbung bestenfalls den quergerunzelten Pharynx und den Penisbeutel als hellere Partien. Letzterer ist namentlich im durchfallenden Licht gut wahrzunehmen und gehört mit den Tentakeln und der Augenlage zu den sichersten äußeren Kennzeichen unsrer Art.

Die helle Ventralseite spielt vom Aschgrauen ins Fleischrosa. Die Darmäste schimmern mehr oder weniger deutlich durch; Pharynx- und

Penisgegend sind schärfer markiert als auf der entgegengesetzten Seite. Mit der Lupe sind die Keimstöcke und die Hoden als dunkle Flecke zu erkennen, auch kann das bewaffnete Auge die ventralen Längsnerven unterscheiden.

Die Mundöffnung liegt bei geschlechtsreifen Tieren in der Mitte der hinteren ventralen Körperhälfte; der Genitalporus ist von ihr halb so weit entfernt als von der hinteren Körperspitze.

Epithel. Das den Körper in einschichtiger Lage bedeckende Epithel besteht auch hier aus Deck-, Kleb- und Sinneszellen.

Die Deckzellen oder Epithelzellen schlechthin sind von cylindrischer Gestalt und zeigen auf der dorsalen Seite eine bedeutendere Höhe (12—25 μ) als auf der ventralen (9—10 μ). Nach Chichkoff (92, S. 456) wird das Epithel von einer dünnen Cuticula bedeckt; ich möchte diese Ansicht jedoch nicht unbedingt teilen, glaube vielmehr, gestützt auf die körnige Beschaffenheit dieses Saumes bei starker Vergrößerung, daß es sich hier um die sog. Basalkörperchen handelt.

Das Plasma der Deckzellen läßt die von den verschiedensten Autoren beschriebenen zwei Zonen unterscheiden: eine basale, fibrilläre, die mit der Basalmembran und mit dem darunter gelegenen Mesenchym einige Beziehungen unterhält und eine oberflächliche von mehr homogener Beschaffenheit, die an ihrer Außenfläche Cilien trägt.

Als charakteristische Einschlüsse enthält jede Deckzelle in der Regel mehrere Rhabditen. Diese, wohl ausnahmslos intracellulär gelegen, sind stark lichtbrechend und färben sich mit Hämatoxylin ziemlich intensiv, speichern jedoch auch etwas Eosin, so daß sie tief violett gefärbt erscheinen. Ihre Gestalt ist spindelig oder schwach keulenförmig, zuweilen zeigen sie auch Kommaform; an Länge stehen sie den sie bergenden Zellen nur wenig nach. Von der eigentümlichen, von Chichkoff (92, S. 459—460) speziell beschriebenen Struktur habe ich nichts wahrnehmen können, wobei ich allerdings bemerken muß, daß ich nur den konservierten und nicht den frischen Rhabditen meine Aufmerksamkeit geschenkt habe. Diese Stäbchen finden sich auf der Dorsalseite in erheblich größerer Anzahl als auf der Ventralfläche, auf welcher sie auch an Größe bedeutend reduziert erscheinen und während sie auf der letzteren meist eine regelmäßige parallele Anordnung zeigen, ist hiervon auf der Rückenfläche nichts zu erkennen. Häufig entbehren die Epithelzellen in der Umgebung der Geschlechtsöffnung der Rhabditen und niemals sind sie in den Drüsen- und Sinneszellen zu beobachten.

Die Bildung der Rhabditen erfolgt, wie es mir gleich CHICHKOFF (92) scheinen will, ausnahmslos in den im Mesenchym gelegenen Stäbchenzellen (Fig. 13 *stz*), denn einerseits treten diese so reichlich auf, daß sie als ständige Ersatzreserve genügen, anderseits konnte ich nichts wahrnehmen, was für ihre Bildung in den Deckzellen selbst spräche. Wenn die Mehrzahl der Forscher die Rhabditen als Schutz- und Angriffsorgane auffaßt, so scheint mir doch die erstere Funktion als die wichtigere, indem die Tiere durch Ausstoßen der Stäbchen ihren Körper in eine Schleimmasse einhüllen. Die Rolle als Reizorgane bei der Begattung, welche CHICHKOFF (92, S. 460—461) den Rhabditen zuzuschreiben geneigt ist, kann nicht bedeutend sein, da sie gerade in der Genitalporengegend sehr zurücktreten.

Die Klebzellen entbehren sowohl der Rhabditen als auch der Cilien. Als schmaler Streifen unterbrechen sie die Deckzellen jederseits am ventralen Körperrande. Dieses Band umfaßt, vorn und rückwärts an Breite zunehmend, den Körperrand in ganzer Ausdehnung. Die von BÖHMIG (06, S. 378) an maricolen Formen genau untersuchten Klebzellen weisen in unserm Falle einen ähnlichen Bau auf. Sie sind etwas höher als die sie umgebenden Zellen und werden von den Secretgängen der im Mesenchym gelegenen eosinophilen Drüsenzellen durchbohrt. Das stark lichtbrechende Secret dieser Zellen ist durch seine Klebkraft für unsre im schnellfließenden Wasser der Gebirgsbäche lebende Art von großer biologischer Bedeutung. Der ausgeschiedene Schleim heftet das Vorder- oder Hinterende selbst an Glas so fest an, daß man die Tiere mit einer Pipette nicht fortspülen kann, sondern ihr Weiterkriechen abwarten muß.

Die Angaben, welche CHICHKOFF (92, S. 483) von den Ausführungsgängen der Drüsen macht, wurden schon von BÖHMIG (06, S. 396) in Zweifel gezogen, und ich kann hier hinzufügen, daß ich selbst an dem Hauptuntersuchungsobjekt des erstgenannten Autors keine Bestätigung für die Richtigkeit seiner Beobachtungen gefunden habe. Um vollständig sicher zu gehen, wandte ich CHICHKOFFS Konservierungsart an, indem ich die Tiere nicht mit der Konservierungsflüssigkeit übergoß, sondern sie in dieselbe hineinwarf, gewann aber niemals derartige Bilder, wie sie CHICHKOFF beschrieben hat.

Als Sinneszellen nehme ich endlich die Hauptmasse der die nervenreichen Tentakel bedeckenden bis 15 μ hohen Epithelzellen in Anspruch, die durch den vollständigen Mangel an Stäbchen sowie durch geringe Färbbarkeit gekennzeichnet sind. Solche Zellen finden sich auch zwischen den Deckzellen. Spezifischen Sinneszellen, wie sie

Böhmig (06, S. 378—380) für *Planaria gonocephala* und *Procerodes ulvae* beschrieben hat, konnte ich nicht beobachten.

Basalmembran. Die 4—7 μ starke Basalmembran, welche das Epithel vom Hautmuskelschlauch sondert, fasse ich nach dem Vorgange Janders (97) als ein sehr dichtes Mesenchymgewebe auf. Durch Zöttchen und Leistchen verbindet sie sich an ihrer Außenseite mit dem Epithel, während ihre Innenfläche den Muskeln zur Insertion dient.

Hautmuskelschlauch. Seine Zusammensetzung hat Chichkoff (92, S. 470—477) richtig angegeben. Er wird von Ring-, Diagonal- und Längsmuskelfasern gebildet.

Die ersteren, von Chichkoff als »fibres transversales« (vgl. Böhmig, 06, S. 385) bezeichnet, kreuzen sich in den lateralen Rändern (Fig. 11 *rm*, *rmk*) und gabeln sich ein wenig, bevor sie die andre Seite des Tieres erreichen, um hier spitz an der Basalmembran zu enden. Die in einer Lage vorhandenen Fasern sind bandförmig; ihr Breitendurchmesser beträgt 1,3 bis 1,6 μ, ihre Höhe 2 bis 3 μ.

Die Diagonal- oder gekreuzten Muskelfasern werden von nach rechts verlaufenden Fasern gebildet, denen sich nach unten zu links verlaufende anschließen, welche Verhältnisse nur an Oberflächenschnitten gut erkenntlich sind. Die sie bildenden Fasern sind sehr zart und erreichen kaum 1 μ im Durchmesser.

Am kräftigsten sind die bündelbildenden Längsmuskeln (Fig. 11, 12, 13 *lm*) entwickelt. Durch vereinzelte abbiegende Fasern miteinander verbunden, sind sowohl die einzelnen Bündel als auch ihre Faserzahl und Faserdicke ventral bedeutend stärker als dorsal entwickelt. So variiert die Höhe der Längsmuskelbündel auf der Rückenfläche zwischen 14 und 16 μ, auf der Bauchfläche zwischen 18 und 20 μ, ihre Breite schwankt zwischen 5—14 μ; der Höhendurchmesser beträgt 3 μ, die Breite kann bis 5 μ erreichen, so daß diese Fasern dorsoventral abgeplattet sind.

Körpermuskulatur. Mit den Parenchymmuskeln hat sich in neuester Zeit Böhmig (06, S. 385—391) genauer befaßt. Seine Ausführungen passen auch auf unsre Planarie, indem wir Dorsoventralmuskeln (Fig. 6 bis 10, 13 *mdv*), schräge Transversal- (Fig. 11 *otm*) und schräge Longitudinalmuskeln unterscheiden (Fig. 6 *olm*). Von diesen zeichnen sich die ersteren durch ihre große Zahl und ihre bedeutende Stärke aus.

Die Elemente des Hautmuskelschlauches, die des Pharynx sowie auch die der Körpermuskulatur weisen stets eine Differenzierung in eine fibrilläre Rindenschicht und in eine körnige, weniger färbbare Markschicht aus Sarcoplasma auf. Die Massenverhältnisse zwischen diesen beiden Zonen sind jedoch sehr wechselnde; so kann namentlich die Markschicht sehr zurücktreten. Diese Differenzierung muß ich mit Böhmig (06, S. 389) gegen Chichkoff hervorheben, der dieselbe in Abrede stellt. Den Muskelfasern angelagerte Kerne, wie Böhmig in Fig. 6*a*, Taf. XII zeichnet, konnte ich wiederholt an Macerationspräparaten beobachten.

Mesenchym. Meine Befunde stimmen mit denen Chichkoffs (92, S. 489—491) überein. Gleich dem genannten Autor unterscheide auch ich sich reich verästelnde Zellen, deren Ausläufer miteinander in Verbindung treten und sich verfilzen, sowie rundliche Zellen, die ich den Stammzellen andrer Autoren (Böhmig, 06) gleichsetze. Stellenweise, so gegen die Basalmembran, verdichtet sich das netzige Mesenchymgewebe sehr bedeutend und bildet hier ein außerordentlich dichtes Geflecht, in dem die einzelnen Fibrillen nur schwierig zu unterscheiden sind. Ähnliche Verdichtungen finden wir bei eingeengtem Mesenchym, so bei reichlicher Entwicklung der Dotterstöcke.

Das Pigment liegt unmittelbar unterhalb des Hautmuskelschlauches in Form grünlichschwarzer, in Längsreihen angeordneter Körnchen, die an keine selbständigen Pigmentzellen gebunden zu sein scheinen.

Drüsen. Dem Beispiele Böhmigs (06, S. 393) folgend, will ich die Drüsen in die Gruppen der Pharynx- und Körperdrüsen teilen. Jene werden des Zusammenhanges wegen erst später besprochen; die Körperdrüsen lassen eine Teilung in streng lokalisierte Drüsen und in über den ganzen Körper verbreitete Körnerdrüsen zu. Zu den ersteren gehören die einwärts von ihren früher beschriebenen Ausmündungszonen gelegenen eosinophilen Klebdrüsen, sowie die ungefähr in der Gehirngegend beginnenden und bis zur Mitte des zwischen Stirnrand und Darmmund gelegenen Feldes reichenden cyanophilen Drüsen. Die Ausführgänge derselben streichen, mehr oder weniger bündelweise gruppiert, über und unterhalb des Gehirns gegen die Ventralseite der Körperspitze, woselbst sie hinter der Klebzellenregion in einer seichten medialen Furche ausmünden. Kennel (89, S. 455—456, Taf. XVIII, Fig 12) beschreibt diese Ausmündungszone als »Haftlappen« oder »Haftwulst«, doch möchte ich diesen Namen lieber vermeiden, da mir über die Funktion dieser wahrscheinlich intercellulär mündenden Körnerdrüsen nichts bekannt ist.

Die Körperdrüsen selbst besitzen meist ein rundliches oder birnförmiges Aussehen; jene drei Gestaltunterschiede, die Chichkoff (92, S. 483) angibt, konnte ich ebensowenig wie Böhmig sehen. Auch besitzen sie nur je einen Ausführgang und nicht deren zwei bis drei, wie erstgenannter Autor wohl in Übereinstimmung mit seiner Vorstellung der Secretentleerung behauptet. Dagegen können sich sehr wohl gelegentlich mehrere Drüsengänge zu einem größeren Kanal zusammenschließen, um in der Nähe des Hautmuskelschlauches wiederum in feine Gänge zu zerfallen.

Verdauungsapparat.

Pharynx. Die Mundöffnung liegt, wie erwähnt, beim geschlechtsreifen Tier in der Mitte der hinteren Körperhälfte am Ende der Pharyngealtasche, welche sich in ihrer Länge zu jener des Körpers im Mittel wie 1 : 4,5 verhält.

Das Epithel erreicht an der Mundöffnung eine Höhe von 20 μ, also etwa das Doppelte seines normalen Maßes, die Basalmembran erscheint verstärkt und die Ringmuskeln bilden einen deutlichen Sphincter. Die Pharyngealtasche ist von einem nur 3—4 μ hohen Epithel ausgekleidet, das einer sehr zarten Basalmembran aufsitzt. Unter ihr finden wir die aus einreihigen, sehr schwachen Ring- und Längsmuskelfasern bestehende Muscularis vor. In der Nähe der Insertionsstelle des Pharynx verstärken sich, wie für verschiedene Arten schon bekannt geworden ist, diese Muskelschichten ganz bedeutend durch Zunahme der Faserzahl und Faserstärke; gleichzeitig ändern die Muskelschichten ihre gegenseitige Lage. Außerdem lassen sich kräftige Muskelfasern beobachten, die sich an die erwähnten Längsmuskeln anlegen und schräg nach rückwärts zur Körperoberfläche emporsteigen; sie gehören der Gruppe der Retractormuskeln des Pharynx an.

An jenem Teil der Pharyngealtasche, an welchem wir die Umkehrung der Muskelschicht wahrnehmen, findet sich auch ein eingesenktes Epithel vor, gerade so wie am Pharynx selbst und es ist von Jander (97) schon darauf hingewiesen worden, daß dieser vorderste Abschnitt der Pharyngealtasche eigentlich dem Pharynx zuzurechnen ist.

Da der cylindrische Pharynx plicatus länger als die ihn bergende Tasche ist, bildet er im zurückgezogenen Zustand Krümmungen in ihr. Es lassen sich an ihm drei Hauptschichten unterscheiden.

1) Außenschicht. Sie setzt sich, von außen nach innen fortschreitend, aus folgenden vier Formbestandteilen zusammen:

Die Außenfläche des Pharynx bedecken 4—6 μ dicke Epithelialplatten, die an Dicke gegen das freie Schlundkopfende hin zunehmen und von kurzen, kräftigen Cilien bedeckt werden, mit Ausnahme jener distalen Partien an der Lippe, wo die Hauptmasse der Drüsen ausmündet. CHICHKOFF (92, S. 493) erkannte für unsre Form die Abgrenzung der einzelnen Epithelialplatten und Punkte sowie Poren in diesen polygonalen Feldern; die Punkte stellen die Ciliendurchschnitte dar, die Poren sind, worauf gleichfalls CHICHKOFF aufmerksam gemacht hat, auf Secretausführungsgänge zurückzuführen, wenigstens gilt dies bezüglich der dunklen. Ob dagegen die hellen immer auf entleerte Secretgänge zurückzuführen sind, läßt sich allerdings nicht immer mit voller Sicherheit entscheiden.

Diese Epithelialplatten werden von der darunter gelegenen Muscularis durch eine zarte, aber stets wohldifferenzierte Basalmembran (1 μ) geschieden.

Die äußere Muskelschicht (18—28 μ D.), die gegen das distale Pharynxende hin an Stärke zunimmt, besteht zu äußerst aus einschichtig angeordneten Längsmuskeln, deren einzelne Fasern meridional gestellte Bänder bilden, die etwa 2—3mal so breit als hoch sind. Nach innen zu folgen drei bis fünf Lagen von Ringmuskeln, die in ihrer Gesamtheit kaum stärker sind als ihre Vorgänger.

Den Ringmuskeln liegen die kernhaltigen Teile des Epithels innen an. Ihre Zugehörigkeit zu den Epithelialplatten nachgewiesen zu haben, ist das Verdienst von JANDERS (97) schönen Untersuchungen. CHICHKOFF hält sie mit Unrecht, ebenso wie die ihnen auf der Innenseite entsprechenden Bildungen für uni- und bipolare Ganglienzellen.

2) Mittelschicht. Mit Hinzurechnung der äußeren und inneren Epithelkerne entspricht diese Lage CHICHKOFFS (92, S. 496) »large zone«. Die sie zusammensetzenden Elemente sind in mesenchymatöses Gewebe eingelagert und wir unterscheiden demnach:

Eine äußere Drüsenzone, die topographisch den »glandes muqueuses« des genannten Autors entspricht, doch muß ich hervorheben, daß es sich nur der Hauptsache nach um Schleimdrüsengänge handelt, da zwischen ihnen auch leuchtend rot gefärbte Secretgänge vorhanden sind. Es erscheint mir im Gegensatz zu CHICHKOFFS Angaben bemerkenswert, daß Drüsenkörper selbst nicht in dieser Zone gelegen sind, sondern daß dieselbe ausschließlich aus Ausführungsgängen besteht. Die Hauptmasse der Pharynxdrüsen liegt wie bei allen Tricladen, so auch hier, in der Gegend des Darmmundes. Das Secret dieser meist distal, doch auch sonst an der vorderen äußeren Schlundkopfoberfläche mündenden Drüsen dient nach Chichkoff dem Beutefang. Die beim Eintritte in den Pharynx etwa 28 μ breite Zone erlangt in dessen distalstem Teil den doppelten Durchmesser, was von der wiederholten Spaltung der Secretgänge herrührt.

Die sich nach innen anschließende Nervenschicht zeigt ähnliche Verhältnisse, wie sie Böhmig (06, S. 402—403) für *Procerodes ulvae* geschildert hat. In der Gegend des Darmmundes begibt sich von den ventralen Längsnerven ein dorsomediales Nervenpaar in den Anfangsteil des Schlundes. Ob und inwiefern die hier verschwindenden dorsalen Längsnerven an der Bildung dieser Nervenschicht Anteil nehmen, habe ich leider nicht ermitteln können.

Im vorderen Teil des Organs ist die Zahl der Nerven eine geringere als weiter rückwärts, ebenso finden sich auch hier die sie verbindenden, der Oberfläche des Schlundkopfes parallel verlaufenden Faserzüge nur vereinzelt. Gegen das freie Pharynxende hin werden aber beide so häufig, daß sie geradezu einen diffusen Nervenplexus bilden, der, etwas peripher verschoben, das hinterste Sechstel des Verdauungsrohres durchzieht, so daß durch ihn die äußere von der inneren Drüsenzone stellenweise vollständig geschieden ist. Von diesem Plexus entspringen zahlreiche periphere Ausläufer, die den Rüssel befähigen, tastende Bewegungen auszuführen; in diesen distalen Partien sehen wir auch zahlreiche Ganglienzellen in die Fasermasse eingebettet.

Den Abschluß der Mittelschicht bildet die den »glandes salivaires« Chichkoffs entsprechende innere Drüsenzone, welche, bis viermal so breit wie die äußere, sich nur schwach rosa oder zart lila färbt. Die sie bildenden Drüsenkanäle münden wie bei den Maricolen (s. Böhmig, 06, S. 401) auf der inneren Pharynxlippe aus, sind also viel strenger lokalisiert wie die früher genannten.

3) Innenschicht. Diese setzt sich analog der Außenschicht aus Epithel und Muscularis zusammen. Ersteres ist im hinteren Drittel oder Viertel der Schlundkopflänge eingesenkt und geht allmählich in das gewöhnliche Epithel über. Wir können demnach auch hier, wenigstens an der distalen Partie, wiederum vier Schichten unterscheiden:

Zunächst treffen wir in den hinteren Teilen des Pharynx wiederum auf die kernhaltigen Teile der Epithelzellen, die anfänglich vollständig nach außen von der gleich zu besprechenden Muskulatur gelegen sind, aber, je mehr wir uns dem Vorderende nähern, desto tiefer nach innen rücken, bis sie schließlich in das gewöhnliche, nicht eingesenkte Epithel, welches das Pharynxlumen im vorderen Teil auskleidet, übergeht.

Die innere Muskelschicht dieser Zone setzt sich aus zwei bis drei

Schichten längsverlaufender Fasern zusammen, die in ihrer Gesamtheit 32—36 μ Dicke besitzen.

Die ihnen nach außen folgenden, ebenfalls mehrschichtigen Ringmuskeln nehmen caudad im Gegensatz zu denen der Außenschicht an Mächtigkeit bedeutend ab, so daß sie schließlich die Hälfte ihrer ursprünglichen Dicke (nämlich 36 μ D.) eingebüßt haben.

Den Abschluß gegen das Pharyngeallumen bilden endlich die ebenfalls cilientragenden inneren Epithelialplatten.

Radiärfasern durchziehen, caudad an Zahl zunehmend, einzeln oder gruppenweise die Außen-, Mittel- und Innenschicht des Pharynx.

Die Längsfasern der äußeren und inneren Schicht biegen an der Insertionsstelle des Schlundkopfes gegen den Hautmuskelschlauch ab und vereinigen sich mit ihm. Sie stellen demnach, wie auch Böhmig (06, S. 400) erwähnt, Retractoren dieses Organs dar. Die von Mrázek (04) beschriebenen Papillenbildungen im mittleren und vorderen Teil des Pharynx habe ich ebenfalls gesehen, kann ihnen jedoch keine besondere Bedeutung beimessen, sondern glaube vielmehr, daß es sich hier einfach um Bildungen handelt, die durch die Contraction dieses Organs hervorgerufen worden sind.

Darm. Der Darmkanal zeigt die für Tricladen charakteristische Differenzierung in einen vorderen unpaaren und zwei symmetrisch angeordnete hintere Darmschenkel. Der erstere besitzt, wie Chichkoff (92, S. 499—500) angibt, acht bis zehn Divertikelpaare, die letzteren weisen je 16—20 solcher Ausstülpungen auf, die sich an den seitlichen Partien der Hauptdarmschenkel vorfinden. Die hinteren Hauptdarmäste zeigen normalerweise keine Vereinigung, wohl aber scheinen nach Regeneration des Hinterendes solche sekundäre Verbindungen aufzutreten. Die Gesamtzahl der Darmdivertikel beträgt im Mittel 28 bis 30 Paare; hier und da lassen sich auch 32 beobachten, doch ist dies keineswegs, wie Wilhelmi (06) meint, die typische Zahl. Chichkoff erwähnt ferner, daß die Divertikel der hinteren Darmschenkel einander durchaus nicht immer entsprechen, so zählte er an der einen Seite 21, an der andern 16.

Histologisch läßt der Darm zwei verschiedene Zellenarten erkennen, die sich in ganz ähnlicher Ausbildung bei den Maricola wiederfinden, wie dies von Böhmig (06, S. 405—407) ausgeführt wird.

Die der einen Art sind vacuolenreich, von kolbiger Gestalt und enthalten an Zahl und Färbung verschiedene Einschlüsse; ihre fast rundlichen Kerne liegen gewöhnlich im basalen, vacuolenfreien Plasma eingebettet. Die der andern besitzen eine keulenförmige Gestalt, erscheinen schärfer konturiert und spitzen sich am basalen Ende zu. Der hier befindliche ovale Kern färbt sich mit Kernfärbemitteln stets scharf. Diese Zellen enthalten in der Regel homogene Kugeln, welche sich mit Eosin und Hämatoxylin lebhaft rot bzw. schwarz färben. Diese Körnerkolben Minots finden sich besonders häufig in der Nähe des Darmmundes und ich halte sie, gestützt auf Bilder an Hungertieren, die dasselbe Ergebnis wie Böhmigs (06, S. 407) Versuche zeigen, mit Kennel, Lang und Böhmig für einzellige Drüsen.

Die von Lang unter dem Namen der »Excretionsvacuolen« beschriebenen Bildungen habe ich des öftern bemerkt; sie zeichnen sich zuweilen durch eine sehr bedeutende Größe aus. Eine Ringmuskulatur ist, wie Wilhelmi nachwies, tatsächlich dem Darm eigen, sie besteht aus äußerst zarten und nicht eben zahlreichen Fasern; Böhmig (06, S. 408) führt ähnliches für einige marine Formen an.

Zum Schlusse möchte ich einen Irrtum Chichkoffs (92, S. 485, 487) zurückweisen, nämlich die Angabe, daß Speicheldrüsen überall in der Umgebung des Darmes, aber namentlich an der Basis des Schlundkopfes gelegen seien und hier in den Darmmund, sowie an andern Orten in den Darm einmünden. Bemerkt sei ferner, daß ich niemals etwas Derartiges gesehen habe; es handelt sich augenscheinlich nur um die Pharynxdrüsen, deren Ausführgänge das genannte Organ in ganzer Ausdehnung durchziehen.

Nervensystem.

Wie alle Tricladen, so zeigt auch unsre Planarie einen aus Gehirn und ventralen Längsnerven bestehenden centralen, sowie einen peripheren Teil des Nervensystems.

Die Abgrenzung des Gehirns von den Längsstämmen ist bei den Süßwassertricladen bekanntlich eine ziemlich schwierige, da beide Teile des Centralnervensystems ohne scharfe Grenze ineinander übergehen, und so hat Ijima (84) das Gehirn soweit gerechnet, als Sinnesnerven vorhanden sind. Bei den marinen Formen ist neuerdings von Böhmig (06) darauf hingewiesen worden, daß die Abzweigung der sog. vorderen Längsnerven uns eine Handhabe bietet, die morphologische Grenze zwischen dem Gehirn und den Längsstämmen zu bestimmen. Speziell mit Rücksicht darauf habe ich nun das Nervensystem von *Planaria alpina* studiert und des Vergleiches halber auch *Planaria polychroa* und *Polycelis cornuta* in den Kreis meiner Betrachtungen gezogen; die Schilderung dieses Organsystems dieser beiden Formen will ich an die Verhältnisse bei der erstgenannten Art anschließen.

Gehirn. Das Gehirn von *Planaria alpina* zeigt in Gestalt und Struktur große Übereinstimmung mit dem der marinen Tricladen, insonderheit mit den Verhältnissen, wie sie Böhmig (06, S. 409—436) für *Procerodes ulvae* in eingehender Weise dargelegt hat. Die Grundgestalt des Gehirns ist auch hier eine schiefe, abgestutzte Pyramide mit ziemlich ausgehöhlter Vorder- und Hinterbasis, gewölbter Dorsal-, aber fast platter Ventralfläche. Ober- und Unterseite besitzen außerdem seichte mediale Einsenkungen, die schon äußerlich den symmetrischen Bau andeuten. Die Höhe dieses Pyramidenstumpfes verhält sich zu seinem größten Breitendurchmesser wie 5 : 8 (416 : 680 μ), so daß das Gehirn viel breiter als lang ist, ja in der Mediane mißt es nur $^1/_3$ bis $^1/_4$ (111—166 μ) seiner Länge.

An der Bildung des Gehirns beteiligen sich drei Ganglienpaare, welche Auffassung ich darauf stützen kann, daß drei Commissuren, sowie drei ihnen entsprechende laterale und dorsale Nervenpaare vorhanden sind; die Lateralnerven sind im Bereiche des Gehirns stets zweiwurzelig, wenn ich so sagen darf, d. h. sie strahlen einerseits in die ventro-medialen Partien des Gehirns, anderseits in die mehr latero-ventral gelegenen vorderen Längsnerven aus, wie dies auch an der rechten Hälfte des Gehirnschemas (Fig. 4 Ncl^1—Ncl^3) erkenntlich ist.

Außer den erwähnten Commissuren verbindet noch eine breite Faserbrücke die rechte und linke Gehirnhälfte. Die vordere, dorsoventral etwas abgeplattete und mit einem schwachen Zellbelag versehene Gehirncommissur (Fig. 4, 8 cd^1) liegt der Faserbrücke vorn und dorsal auf. Ihr entspricht das erste doppelwurzelige laterale (Fig. 4, 8 Ncl^1), sowie ein dorsales, der Medianebene genähertes Paar von Nerven (Fig. 4, 8 Ncd^1), das, wie alle Dorsalnerven, hier kräftig (16—20 μ D.) entwickelt ist und sich kurz vor der Übergangsstelle in die dorsalen Längsnerven gabelt. Die zweite oder mittlere, in die Fasersubstanz eingebettete Commissur (Fig. 4 cm^2) besteht aus zwei Teilcommissuren, von denen die eine mehr dorsal, die andre mehr ventral gelegen ist; das ihr zugehörige dorsale Nervenpaar (15—22 μ D.) liegt dicht hinter der Austrittsstelle der Sehnerven. Die dritte rein ventrale und schwach ausgebildete Commissur (Fig. 4, 10 cv^3) bildet den Abschluß der Fasermasse. Sie ist weniger markant als die vorhergehenden und kann mit der hinteren Faserkreuzung (Fig. 10 *e*) leicht verwechselt werden. Die etwas mehr lateral gelegenen, ihr entsprechenden Dorsalnerven (Fig. 4, 10 Ncd^3) sind die kräftigsten (33 μ D.) und gabeln sich gleich den ersterwähnten ebenfalls in zwei Stämme.

An der Vorderfläche des Gehirns treten vier Nervenpaare aus, die ich mit *N I*—*N IV* bezeichnen will, denn sie zeigen einen ähnlichen Verlauf, wie ihn Böhmig (06) für *Procerodes ulvae* beschrieben hat.

Die 25—32 μ dicken Nerven *N I* (Fig. 4, 6) entspringen von der vorderen Gehirnfläche, der ventralen Seite sehr genähert und lassen sich auch innerhalb des Gehirns als deutliche Faserbündel bis hinter die erste Commissur verfolgen (Fig. 8, 9 b^1); sie verlaufen nach ihrem Austritte aus dem Gehirn in gerader Richtung nach vorn und liegen hierbei den vorderen Längsnerven direkt auf, in welche sie kurz vor der Körperspitze übergehen. Sie sind daher nichts andres als die umgeschlagene Fortsetzung der vorderen Längsnerven α, deren Ursprungsstelle (*αu* in Fig. 4) die morphologische Abgrenzung des Gehirns von den Längsstämmen im Sinne Böhmigs darstellt. Diese vorderen Längsnerven verlaufen nach ihrem Austritte (*αu* in Fig. 4) aus dem Centralteil zuerst unterhalb des Gehirns, wo sie in Übereinstimmung mit den Gehirncommissuren auch drei Verbindungen unter sich aufweisen, sowie die Gehirnlateralnerven (Fig. 4 Ncl^1—Ncl^3) bilden helfen. In ihrem weiteren Verlaufe schmiegen sie sich unmittelbar den ventralen Teilen der Nerven *I* an und bilden hier fünf besondere Commissuren, denen Lateralnerven entsprechen (vgl. Fig. 4). Vor dem Einstrahlen eines Teiles ihrer Fasern in den Randnerven gehen sie ineinander über, auf welche Verbindung ich kein besonderes Gewicht legen möchte.

Die etwas oberhalb und seitlich von *N I* gelegenen Nerven *N II* (40 μ D.) sind an dem etwas schief geführten Längsschnitt in Fig. 6 ebenfalls ersichtlich. Sie erleiden alsbald eine Gabelung: der eine Ast steigt dorsalwärts und verbindet sich mit dem entsprechenden dorsalen Längsnerven (vgl. Fig. 4); der andre Ast verläuft nach vorn und geht mit dem Randnerven Beziehungen ein. Die Längsnerven *N I* und *N II* besitzen keinen Ganglienzellenbelag und sind wohl als motorische Nerven in Anspruch zu nehmen.

Dorsal und lateral von den Nerven *II* liegen die Nerven *III*, deren Dicke etwa 38—41 μ beträgt. Längsschnitt Fig. 7, etwas mehr lateral als die vorhergehende Figur gelegen, zeigt diesen früh in zahlreiche Bündel zerfallenden Nerven, dessen Hauptmasse, sich aufpinselnd, in die Tentakel zieht. Der Deutlichkeit der Darstellung wegen ließ ich dieses Nervenpaar im Schema Fig. 4 sich erst später und viel spärlicher teilen. Man wird wohl kaum irre gehen, diese an Ganglienzellen reichen Faserzüge als typische Sinnesnerven aufzufassen.

An der Übergangsstelle der vorderen in die laterale Gehirnpartie tritt das Nervenpaar *N IV* aus, welches bedeutend schwächer (16 μ D.) ist als die übrigen und zu den Tentakeln verläuft.

Der laterale Zipfel des Gehirns ist die Ursprungsstelle der Nerven *N V* (14—18 μ D.), die sich in drei Äste gabeln, von denen sich der Ast *a* zum hinteren Teil des bezüglichen Tentakels begibt, während die Äste *b* und *c* die seitlich von den Tentakeln gelegenen Gebiete innervieren. Den von Böhmig für *Procerodes ulvae* beschriebenen dorsal aufsteigenden Ast *d* konnte ich bei unsrer Form nicht nachweisen. Ob die Nerven *N V* Sinnesnerven sind, vermag ich derzeit nicht zu entscheiden. Unsre Einteilung in sensorielle und motorische Nerven, die sich lediglich auf das Vorhandensein oder Fehlen eines Ganglienzellenbelages stützt, ist überhaupt nur problematischer Natur, denn was spricht z. B. dagegen, daß ein sog. sensorieller Nerv nicht auch motorische Bahnen führen kann und umgekehrt?

Die Seitenflächen des Gehirns entsenden die Nervenpaare *N VI* und *N VII*, von denen *N VI* (20—22 μ D.) die hinter den Tentakeln gelegenen Gebiete versorgt und aller Wahrscheinlichkeit nach motorischer Natur ist. Ganglienzellen begleiten die 24 μ dicken Nerven *N VII* (Fig. 4, 10), welche auf der Höhe der dritten Gehirncommissur das Gehirn verlassen und gegen die Rückenfläche verlaufen.

Eine wesentlich andre Situation als die genannte zeigen die etwas zarteren Nerven *N VIII* (9 μ D.), welche von den medialen Gehirnpartien vor der ersten Gehirncommissur in leichten Bögen dorsal leicht ansteigend nach vorn verlaufen. Dieses Nervenpaar wie das vorhergehende fehlt bei *Procerodes ulvae.*

Von Gehirnnerven wären schließlich noch die 26—28 μ dicken Nervi optici zu erwähnen, die zwischen dem ersten und zweiten dorsalen Nervenpaare (Fig. 4, 6 *Nopt*), nahe dem letzteren, das Gehirn verlassen und, wie schon Böhmig angibt, einen nur spärlichen Ganglienzellenbelag besitzen.

Die aus den Ganglienzellen bestehende, auf der Dorsalseite erheblich dickere Rindenschicht (Fig. 7—10) zeigt bei unsrer Art insofern ebenfalls eine weitgehende Übereinstimmung mit Böhmigs Befunden an marinen Tricladen, als sich ähnlich wie da vier Typen von Ganglienzellen unterscheiden lassen.

Die Zellen des ersten Typus haben einen Durchmesser von 12,3 bis 19,2 μ bei einem Kerndurchmesser von 5,6—8,3 μ; sie sind meist unipolar und ihr Kern sowie ihr Plasma färben sich verhältnismäßig schwach. Ein Teil derselben liegt an der ventralen Fläche der hinteren Gehirnpartie (Fig. 6, 7), der andre Teil bildet dorsalseits die Zellgruppen *F*, *V* und *Y* (Fig. 6, 7, 8). R. Monti (00, S. 339—340), welche das

Nervensystem unsrer Planarie mit Golgis Methode untersuchte, führt an, daß der einzige, kräftige Fortsatz zahlreiche Collateralen abgibt und sich dann in kurzen Zwischenräumen öfters teilt. Diese Fortsätze dringen dann, ihre Individualität beibehaltend, in die Längsstämme ein. Zu diesem Typus gehörige bipolare Nervenzellen, deren Fortsätze Böhmig (06, S. 414—415, Taf. XIII, Fig. 11) erwähnt und abbildet, beschreibt die genannte Autorin nicht und auch ich habe dergleichen bei *Planaria alpina* nicht gesehen. Die Zellen des zweiten Typus, deren Zelldurchmesser 8 μ, deren Kerndurchmesser 6 μ beträgt, tingieren sich kräftiger als jene des ersten Typus; sie bilden die Hauptmenge der vorhandenen Nervenzellen und finden sich vorzugsweise in den seitlichen Partien (Fig. 13, 14, 15), wenn sie auch an andern Stellen durchaus nicht fehlen. Von den Nervenzellen Montis, die leider keine Größen- und Ortsangaben macht, möchte ich die multipolaren Zellen hierherrechnen, da diese die andern Zellarten mit Ausnahme der unipolaren Zellen an Größe übertreffen. Sie besitzen, wie Monti beschreibt, vier bis fünf starke Ausläufer, welche sich bald nach ihrem Ursprung teilen; einer dieser beiden Äste zieht zur Körperperipherie, nicht selten auch ins Epithel, der andre bleibt im Gehirn und zeigt dendritische Verästelung. Abgesehen von der Größe unterscheiden sich die den dritten Typus bildenden Zellen (Zelleib 6,5—6,6 μ D., Zellkern 4,2—5,5 μ D.) durch die verhältnismäßig sehr großen mit einem deutlichen Nucleolus versehenen Kerne. Es ist natürlich nicht möglich, zu sagen, ob die von Monti beschriebenen gleich zu erwähnenden bipolaren Zellen diesem oder dem vorhergehenden Typus zuzurechnen sind. Diese besitzen einen sehr langen Centralfortsatz, der in die Längsstämme zieht, um hier zarte, sich wiederholentlich teilende Collateralen abzugeben. Nach langem Verlaufe teilt sich diese centrale Faser in zwei Äste, von denen einer in die Transversalnerven streicht. Der periphere Fortsatz dieser Zellen dringt unter Verästelung bis in die Nähe des Epithels oder bleibt unverästelt und stellt eine in das Epithel eindringende Sinnesnervenfaser dar. Die spindelförmigen bis ovoiden Zellen (7,5 μ lang, 2—3 μ breit) sind bipolar oppositopol und können mitunter mit Gliazellen leicht verwechselt werden. Hierher rechne ich zwei Zellarten Montis: Einmal die spindelförmig bis ovoiden bipolaren Zellen mit kurzem Centralfortsatz, der zahlreiche, sich verästelnde Collateralen entsendet, die in der sog. Leydigschen Punktsubstanz ein kompliziertes Netzwerk bilden; ihr peripherer Fortsatz zieht ins Epithel. Sodann die bipolaren Zellen mit spindeligem Zellkörper, die den einen Fortsatz in das Epithel entsenden, woselbst er sich nach langem Verlaufe verzweigt, der andre sich bald gabelnde Fortsatz entsendet einen sich verzweigenden Ast in die Körperseite, der andre verläuft central.

Monti (00, S. 340) erwähnt, daß es außerdem im Gehirn noch verschiedene Zellen gibt, über deren Natur sie aber derzeit nichts Näheres mitteilen könne.

Zahlreiche Gliazellen gehören sowohl der Rinden- wie auch der Markschicht zu; man erkennt sie wie bei *Procerodes ulvae* (vgl. Böhmig, 06, S. 415) an ihren ovalen, stark gefärbten Kernen. Ihr Gerüst tritt erst in den Markstämmen deutlich hervor.

Außer der Masse der Zellen in der Rindenschicht findet sich ein das Gehirn durchsetzender Zellpfropf vor, der unter dem Namen der Substanzinsel (Fig. 4 *si*) bekannt ist. Er besteht aus Ganglien- und Bindegewebszellen, sowie aus Muskelfasern.

In der Markschicht des Gehirns können wir sich kreuzende Faserzüge und ungekreuzte unterscheiden. Als Faserzüge sind einmal die bereits erwähnten drei Gehirncommissuren zu nennen. Außerdem gelang es mir, den von Böhmig für *Procerodes ulvae* als Faserzug *f* beschriebenen (vgl. Böhmig, 06, S. 416, Taf. XIII, Fig. 15) Strang wiederzufinden. Er wird von den Neuriten der dicht hinter der Substanzinsel auf der Höhe der zweiten Dorsalnerven liegenden Ganglienzellengruppe *F* gebildet (Fig. 12 *F*, *f*). Über den weiteren Verlauf dieses Bündels bin ich nicht ganz klar geworden. Sehr deutlich konnte ich dagegen die Züge *v* und *y* Böhmigs (06, S. 416; Taf. XIII, Fig. 14) wiederfinden, wie denn diese Partie überhaupt die weitgehendste Übereinstimmung mit den Verhältnissen von *Procerodes* aufweist. Ein Vergleich der Fig. 14 Taf. XIII Böhmigs mit meiner Abbildung Fig. 7 zeigt dies ohne weiteres. Der Faserzug *v* geht von der seitlich und weiter rückwärts von *F* gelegenen Ganglienzellengruppe *V* aus, steigt im Bogen, kleine Fasergruppen abspaltend, zur Ventralseite und geht in die hinteren Längsnerven über. Der Faserzug *y* ist in ähnlicher Weise die Neuritenansammlung der caudad von *V* gelegenen Ganglienzellen *Y*. Er verläuft, nur wenig absteigend, fast horizontal und steht ebenfalls mit den ventralen Längsnerven in innigster Beziehung.

In der vorderen Partie der Faserbrücke und zwar am Ende der ersten Gehirncommissur findet sich in Übereinstimmung mit den Befunden Böhmigs (06, S. 415, Taf. XIII, Fig. 3) an marinen Formen eine deutliche Kreuzung von Fasern (Fig. 9), die von der dorsalen Seite der einen Gehirnhälfte zur ventralen der andern ziehen. Ein großer Teil dieser Fasern verläuft dann caudad und gesellt sich jederseits einem dicht neben der Medianlinie ventral verlaufenden Faserbündel

(Fig. 9, 10 *e*) zu, das schließlich in die Längsstämme übertritt. Auch die zweite Faserkreuzung Böhmigs (06, S. 415—416) an der hinteren Fläche der Gehirnganglien konnte ich mit aller Deutlichkeit beobachten. Wie das Querschnittsbild Fig. 10 erkennen läßt, ist diese Kreuzung der Fasern *e* außerordentlich gut markiert, doch möchte ich bemerken, daß diese Verhältnisse sehr von dem Zustand der Contraction und Konservierung abhängig sind und sich daher an manchen Schnittserien nur sehr schwer sicher erkennen lassen. Die Fasern dieser Kreuzung treten ebenfalls in die hinteren Längsnerven ein. Monti (00, S. 340—341) erwähnt ebenfalls eine Faserkreuzung, die von den centralen Fortsätzen bipolarer Zellen gebildet wird. Ich halte diese für identisch mit der von mir erwähnten zweiten Faserkreuzung.

Die Hauptmasse der sog. Leydigschen Punktsubstanz liegt excentrisch ventral (Fig. 8, 9, 10) und Monti (00, S. 340—341) wies für unsre Form nach, daß diese Substanz von einem sehr feinen Fibrillennetz gebildet wird und zwar durch Teilnahme der Collateralen longitudinaler und lateraler Nervenfasern. Sie faßt dieses feine Netzwerk als den Mittelpunkt der Vereinigung der Nervenwege auf.

Von den früheren Untersuchungen kommen für das Nervensystem unsrer Art fast nur die Arbeiten von Ijima (87, S. 349—352) und Chichkoff (92, S. 536—546) in Betracht. Ersterer erkannte bereits die vorderen Längsnerven, auch sah er ein Seitennervenpaar und zeichnet in seiner halbschematischen Fig. 5 auf Taf. XXV zwei Commissuren zwischen den Gehirnhälften. Auch wird in der hinteren Gehirnpartie ein Dorsalnervenpaar erwähnt, das ich für die Nerven Ncd^3 (vgl. Fig. 4) ansehe. Chichkoff versucht, wie dies von Lang (81) bei *Procerodes segmentata* geschah, einen sensoriellen und einen motorischen Teil zu unterscheiden; er glaubt, daß gerade hier ein dorsaler sensorieller, sowie ein ventraler motorischer Gehirnteil sich besonders distinkt unterscheiden lassen. Seine Ausführungen erscheinen mir jedoch durchaus nicht stichhaltig, da, wie die diesbezüglichen Querschnittsbilder (Fig. 8, 9, 10) sofort erkennen lassen, eine derartig scharfe Scheidung, wie sie Chichkoff (Fig. 62, 63, 65) angibt, nicht besteht. Von besonderen paarigen Nerven erwähnt dieser Autor seinen »branche supérieure du nerf longitudinal antérieur« (*bs.n.lg.* in Fig. 67), den ich für den Nerven *N II* halte, während der »branche inférieure du nerf longitudinal antérieur« (*b.in.n.lg* in Fig. 62) dem Nerven *N I* identisch sein dürfte; es teilt sich nämlich jederseits nach Chichkoff der »nerf longitudinal antérieur« in die früher erwähnten Äste. Doch muß dieser Untersucher nach meiner Ansicht die an Oberflächenschnitten gewonnene Einsicht mit den Längsschnittbildern irrig kombiniert haben, so daß alles, was er von seinem Nerven »*b.in.n.lg.*« behauptet, für »*bs.n.lg.*« gilt und umgekehrt. Endlich dürfte sein »nerf moteur oblique« (Fig. 62 *n.m.ob.*) dem dritten Dorsalnerven und sein »nerf moteur vertical« (Fig. 63 *n.m.v.*) einem hinter dem Gehirn gelegenen Dorsalnerven angehören.

Hintere Längsnervenstämme. Die vom Gehirn nicht scharf abgesetzten, im Querschnitte leicht ovalen ventralen Längsnerven durchziehen in ziemlich gerader Richtung den Körper und convergieren, an Größe abnehmend, caudad, ohne sich jedoch, wie ich im Gegensatz zu früheren Ansichten betonen möchte, zu vereinigen. Vielmehr verlieren sie sich gegen die Schwanzspitze zu im Mesenchym.

Die Zahl der in sie eingelagerten Ganglienpaare und der damit stets in Übereinstimmung sich findenden Lateral- und Dorsalnervenpaare, sowie der 10—20 μ breiten Commissuren variiert zwischen 57 und 69, ist also nicht unbedeutenden individuellen Schwankungen unterworfen. Dicht vor der Geschlechtsöffnung (die zweite Commissur hinter der Mundöffnung) findet sich eine bis 32 μ dicke Commissur. Dies stimmt mit dem KENNELschen (89, S. 463) Befunde an *Planaria alpina*, demzufolge die erste postorale Commissur eine außergewöhnliche Dicke besitzen soll, nicht überein. Augenscheinlich hat KENNEL die zwischen ihr und der Mundöffnung befindliche, sehr schwache Verbindung übersehen. Ähnliche Beobachtungen verzeichnet auch BÖHMIG (06, S. 423) für *Procerodes ulvae* und namentlich für *Sabussowia* und *Cercyra*. Bei unsrer Form findet sich außerdem noch ein die benachbarten Commissuren an Dicke übertreffender Faserzug hinter dem Genitalporus.

An den Längsstämmen können wir auch hier ein spongiöses Aussehen wahrnehmen. Die Zahl der in sie ein- oder ihnen angelagerten Ganglienzellen ist eine geringe; MONTI (96, S. 5—8) unterscheidet bipolare oppositopole und multipolare, von denen sich letztere mehr peripher vorfinden. Einer der sich verästelnden Fortsätze innerviert nach MONTI Mesenchymzellen, die andern verlieren sich unter Verästelung in den Längsnerven.

Peripheres Nervensystem. Die ventralen Längsnerven entsenden fünf verschiedene Faserstränge: Einmal die bereits erwähnten Commissuren, die nach MONTI außer jenen Faserbündeln, die den bipolaren Ganglienzellen angehören, nur wenige Fasern führen; ein Teil von ihnen verläuft zu den Darmdivertikeln, ein andrer zieht zu jenen Körperstellen, die dem Tastvermögen dienen. In Übereinstimmung mit den Commissuren strahlen von den gangliösen Partien der

Längsstämme kräftige (bis 25 μ D.) Lateralnerven aus, die zum größten Teil in den gleich zu erwähnenden Rand- oder Marginalnerven enden, teilweise ziehen ihnen zugehörige Fasern auch zu den verschiedenen Muskeln. Wie Monti ermittelte, bestehen diese Seitennerven größtenteils aus Faserzügen, doch finden sich auch bipolare Ganglienzellen in ihnen vor. Die von keinem bisherigen Untersucher beschriebenen, wohlausgebildeten Dorsalnerven steigen, wie namentlich in der vorderen Körperregion stets gut zu sehen ist, fast senkrecht zu den dorsalen Längsnerven auf; vom Pharynx an enden sie in einem dorsalen Nervenplexus. Ferner sind kurze, ventrale Faserzüge zu erwähnen, welche von den Ganglien der ventralen Längsnerven ausgehen und zum Hautmuskelschlauch ziehen. Während diese sowie die vorhergehenden konstante Bildungen darstellen, kann das für die dorsomedialen und dorsolateralen Faserzüge nicht behauptet werden, indem sie nur ab und zu von den gangliösen Partien der ventralen Längsnerven abgehen.

Ijima (87, S. 349—350) erwähnt bereits für unsre Form die bis zum Pharynx ziehenden dorsalen Längsnerven (Fig. 4, 8, 9, 10 *Nld*), die er für die umgeschlagenen ventralen (vorderen) Längsnerven hält, weil sie vor dem Gehirn ihren Auslauf nehmen und in der Nähe der vorderen Längsnerven in den Randnerven einstrahlen. Diese vorderen Längsnerven stehen jedoch, wie Böhmig (04, S. 427) sie bei den marinen Tricladen nachwies, durch drei Dorsalnerven (Ncd_1—Ncd_3), sowie durch den aufsteigenden Ast des Nerven *N II* (vgl. Fig. 4) mit dem Centralnervensystem in sehr inniger Verbindung. Die Längsnerven sind miteinander sowie mit dem Randnerven durch einander korrespondierende Faserzüge verbunden.

Der auch von Ijima und Chichkoff (92, S. 545—546) beschriebene Randnerv (Fig. 4, 11 *Nm*) ist etwas gegen die Ventralseite verschoben. Er erleidet in der Tentakelgegend eine seichte konvexe Ausbiegung und steht an der vorderen Körperspitze mit den vorderen Längsnerven bzw. *N I*, ferner mit *N II* und *Nld* in unmittelbarer Verbindung. Diese Randnerven konnte ich stets verfolgen, wie ich im Gegensatz zu Monti (96, S. 7) hervorheben muß, da sich diese Untersucherin folgendermaßen äußert: »In molti punti anzi, non ho osservato che un unico cordone: si e fuso il cordone longitudinale col marginale, ovvero è incompleta la razione? . . . Io tendo a credere che sia più conforme al vero la prima opinione.«

Außer diesem, wenigstens im vorderen Tierkörper fast regelmäßig gebildeten peripheren Nervengitter findet sich dorsal und ventral unter dem Hautmuskelschlauch je ein reicher und komplicierter Nervenplexus, der an der Rückenseite nach dem Aufhören der dorsalen Längsnerven in der Gegend des Darmmundes diese vertritt. Im Nervenplexus, namentlich in jenem der Ventralseite, hat R. Monti (96, S. 8—13) eine Anzahl in bezug auf Endigung und Verästelung sich verschieden verhaltender Nervenzellen beobachtet, von welchen ein Teil in direkte Verbindung mit dem Epithel tritt, dort frei endet und daher als Sinneszellen aufzufassen ist, während ein andrer die Verbindung mit dem Centralnervensystem herstellt. Da ich selbst nicht mit Golgis Methode gearbeitet habe, sei auf diese Untersuchungen besonders hingewiesen.

Wie eingangs erwähnt wurde, untersuchte ich das Nervensystem auch an *Polycelis cornuta* und *Planaria polychroa* und will meine Ergebnisse hier anschließen.

Ähnliche Verhältnisse wie *Planaria alpina* zeigt *Pol. cornuta.* Am Gehirn treten lateral von der Substanzinsel gelegene, flügelartige Anhänge, die Sinneslappen, stärker hervor. Diese reichen bis hinter die zweite Gehirncommissur, so daß der vordere Teil des Gehirns sehr in die Breite gestreckt erscheint. Die Faserbrücke schließt auch hier drei Commissuren ein, denen schwache, aber deutliche dorsale, sowie stets kräftige laterale Nervenpaare entsprechen, so daß man mit Rücksicht hierauf ebenfalls eine Zusammensetzung des Gehirns aus drei Ganglienpaaren annehmen kann. Alle Verhältnisse zeigen eine geradezu überraschende Ähnlichkeit mit denen von *Planaria alpina*; selbst die Faserbündel, ihre Kreuzungen und der zellige Aufbau der Gehirnrinde lassen keine wesentlichen Unterschiede erkennen. Da *Pol. cornuta* muskelschwächer als die früher beschriebene Form ist, erscheint es begreiflich, daß auch die Zahl der Muskeln, welche das Gehirn durchsetzt, eine geringere ist.

Besonders betont sei, daß im Gegensatz zu dem Verhalten von *Plan. alpina* die vorderen Längsnerven nicht durch eine unpaare Vereinigung verbunden sind, auch zeigen die Nerven *N VII* eine bedeutend schwächere Ausbildung und die Nerven *N VIII* sind gar nicht mehr vorhanden. Interessant ist das Vorkommen eines Nervenpaares, welches den Nervi optici der zweiäugigen Arten wenigstens topographisch völlig entspricht, indem diese 30 μ dicken Nerven ebenfalls hinter der Ganglienzellengruppe *F* das Gehirn verlassen, ihm aber im weiteren Verlaufe dichter anliegen, als es bei dem Genus *Planaria* der Fall zu sein scheint.

Ganz eigentümliche Verhältnisse zeigt endlich das Nervensystem von *Planaria polychroa.* Hier erscheint die Abgrenzung des Gehirns von den Markstämmen ganz verwischt, so daß ersteres nur durch das keulig verdickte Vorderende der Längsstämme repräsentiert wird, wie auch Ijima (84, Taf. XXII, Fig. 2) angibt, der das Gehirn entsprechend der Langschen Auffassung so weit rechnet, als Sinnesnerven abgehen. Ich versuchte indes auch hier die morphologische Abgrenzung festzustellen und fand selbst bei dieser bezüglich des Nervensystems so abweichend gebauten Form die früheren Kriterien anwendbar. Es ergibt sich auch hier das Gehirn als Summe dreier Ganglienpaare, indem sich die vorderen Längsnerven sowie die drei Gehirncommissuren und die sich damit in Übereinstimmung findenden Lateral- und Dorsalnervenpaare ähnlich verhalten wie bei den erwähnten Formen. Außerdem besitzt jedes Ganglion einen besonderen Seitensinnesnerven (Fig. 5 snl^1—snl^3), auf welches Verhalten ich später noch zurückkommen werde.

Die erste oder dorsale Gehirncommissur (Fig. 5 cd^1) ist hier zufolge des Zurücktretens der Faserbrücke isoliert, zeigt aber auch den üblichen Zellenbelag; die zweite oder mittlere (Fig. 5 cm^2), der Faserbrücke angelagerte Commissur zerfällt in ihrem hinteren Abschnitt in eine dorsale und eine ventrale Partie. Dieses Verhalten erweist mir klar, daß meine Vermutung, daß die Verdoppelung dieser zweiten Commissur bei *Planaria alpina* und *Polycelis cornuta* nur eine sekundäre Erscheinung sei, richtig war. Die dritte Commissur zeigt endlich die gleiche Lage wie bei den früher beschriebenen Arten. Die interganglionären Abschnitte nehmen (Fig. 5) an Länge nur sehr allmählich zu und erreichen erst hinter den Keimstöcken ihren Mittelwert. Die stark entwickelten Lateralnerven zeigen dasselbe Verhalten wie bei *Plan. alpina* und *Pol. cornuta*; ich möchte aber darauf hinweisen, daß hier ihr doppelter Ursprung, also ihre Verbindung einerseits mit den vorderen Längsnerven, anderseits mit dem Gehirn nur sehr schwierig wahrzunehmen ist. Große Mühe verursachte es mir, auch die Dorsalnerven aufzufinden, doch konnte ich mich von der Existenz aller drei Paare überzeugen. Von den übrigen Gehirnnerven sind hier *N I* bis *N V* sowie der Nervus opticus ebenfalls vorhanden, *N VI*—*N VIII* fehlen dagegen. Die Nerven *N I* stellen auch hier nichts andres als die umgeschlagenen, in das Gehirn einstrahlenden Fortsetzungen der vorderen Längsnerven (α) dar, welche Beziehungen gerade bei dieser Form an Klarheit nichts zu wünschen übrig lassen (Fig. 5), da beide in ihrem Verlaufe deutlich voneinander abgehoben sind, so daß man ihre Übergangsstelle an Längs- und Querschnitten sehen kann. Hier konnte ich auch entscheiden, daß die vier vorhandenen Commissuren sowie die ihnen entsprechenden Lateralnervenpaare den vorderen Längsnerven (α) im engeren Sinne zugehören, also dem untersten Teile eigen sind.

Außer diesen Gehirnnerven kommen noch besondere Seitensinnesnerven (*snl*) vor, die auch IJIMA (84) in Lage und Zahl richtig erkannte und deshalb das Gehirn bis zu den Keimstöcken rechnete, wo diese Nerven endigen. Sie werden von den wohlausgebildeten flügelartigen Sinneslappen ausgesendet und nehmen successive von vorn nach rückwärts an Stärke ab. Es sind im ganzen 14 Paare vorhanden, von denen die drei ersten (Fig. 5 snl^1—snl^2) dem als Gehirn angesprochenen Abschnitt angehören. Diese drei Paar Seitensinnesnerven endigen an Sinnesgrübchen (*sg*), die vorn am Rande, weiter rückwärts mehr dorsal gelegen sind, während die übrigen keine Beziehung zu Sinnesgrübchen zeigen. IJIMA spricht mit Rücksicht auf das Vorhandensein von Sinnesnerven, von »ungefähr« einem Dutzend Gehirnganglien; nach meiner Auffassung würde nur das erste Ganglienpaar des früher genannten Autors mit den drei von mir beschriebenen Commissuren und den drei lateralen und dorsalen sowie den andern Gehirnnervenpaaren samt drei Seitensinnesnervenpaaren als Gehirn aufzufassen sein, und es erscheint mir sehr bemerkenswert, daß diese Sinnesnerven mit besonderen Sinnesgrübchen in Verbindung stehen, die andern nicht.

Der zellige Aufbau der Gehirnrinde macht hier einen mehr uniformen Eindruck. Bezüglich der in der Fasersubstanz verlaufenden Fasern und Kreuzungen kann ich derzeit keine näheren Angaben machen.

Die hinteren Längsnervenstämme sind im Verhältnis zur Körpergröße der Tiere weit weniger markant als bei den früheren Formen. Sie sind platter und ziemlich weit voneinander entfernt. Die Zahl der in sie eingelagerten Ganglienpaare ist eine ganz erhebliche und beträgt nach einer Zählung, die wegen einer ehemals vermuteten Beziehung zu den Excretionsporen mit besonderer Sorgfalt vorgenommen wurde, 70, während IJIMA über 44, also augenscheinlich eine viel geringere Zahl gefunden hat. Hand in Hand mit den Commissuren entsenden die Ganglienpaare stets entsprechende Lateralnerven. Dorsalnerven lassen sich dagegen bei dieser so veränderten Form nur sehr schwer und dann auch nicht immer sicher und regelmäßig nachweisen. Dorsale Längsnerven, sowie ein Randnerv fehlen, ihre Stelle nimmt ein diffuser, reicher Nervenplexus (Fig. 5) ein, in den sich auch die sich oft gabelnden Lateralnerven verlieren, von welchen sich Bündel zu dem auch hier vorhandenen ventralen Plexus abspalten.

IJIMAS Ansicht (84), »daß das Gehirn von *Plan. polychroa* entschieden auf einer niedrigeren Stufe steht als das von *Dendrocoelum lacteum* und *Pol. tenuis*« kann ich nicht beipflichten. Ich glaube vielmehr, daß die in Rede stehende Form sich von dem ursprünglichen Verhalten, welches bei den *Maricola* gegeben sein dürfte, weiter entwickelt hat als *Plan. alpina*, *Plan. lactea* (mit Rücksicht auf IJIMAS Angaben) und *Polycelis cornuta* bzw. *tenuis*.

Sinnesorgane. Als Sinnesorgane von *Planaria alpina* wären zu erwähnen: 1) Die Augen, die von HESSE (97, S. 532—533) genau untersucht wurden und es sei daher auf die Arbeit des genannten Autors verwiesen, da meine Resultate mit den seinen vollständig übereinstimmen. Eine hierher gehörige biologisch interessante Angabe finde ich in HAAKE-KUHNERTS »Tierleben der Erde« (01, I. Bd. S. 55) verzeichnet, nach welcher der »Alpenplattwurm (*Planaria alpina*)« bemerkenswert erscheint, »weil er in finsteren Höhlen und Seetiefen blind, sonst aber sehend ist«. Näheres hierüber konnte ich aus der mir zur Verfügung stehenden Literatur nicht entnehmen.

2) Zu den Sinnesorganen gehören die an Nervenelementen außerordentlich reichen Tentakel, sowie 3) die Pharynxlippen mit Rücksicht auf den früher beschriebenen mächtig entwickelten Nervenplexus und fernerhin bemerkt man, daß dieses Organ im ausgestreckten Zustand geradezu tastende Bewegungen ausführt. 4) Von MONTI (96) wurden verstreute Epithelzellen zufolge der in ihnen gelegenen Nervenendigungen als Sinneszellen erkannt.

Excretionsapparat.

Den Excretionsapparat studierte ich ausschließlich an lückenlosen Schnittserien; das Zählen der Poren und Knäuel erfolgte stets an 5 μ dicken Querschnitten. Ein der Konservierung vorausgehendes 4- bis 6wöchentliches Hungern der Tiere erwies sich dabei als recht vorteilhaft.

Plan. alpina diente zwar schon WILHELMI (06) als Untersuchungsobjekt für dieses noch wenig bekannte Organ, doch beziehen sich seine Ausführungen fast ausschließlich auf *Plan. lactea.* Nach diesem Autor besitzt *Plan. alpina* gleich *Plan. lactea* zwei, aber mit sehr zahlreichen Ausmündungen versehene dorsale Hauptkanäle. Genauere Angaben werden aber, weil WILHELMI Excretionsporen und Rhabditenausführungsgänge oft nicht auseinanderzuhalten vermochte, für *Plan. alpina*, *Plan. gonocephala* und *Polycelis nigra* nicht gegeben.

War auch die Untersuchung keineswegs leicht, so glaube ich doch, daß es mir gelungen ist, über den Bau des Excretionsapparates bei den von mir untersuchten Tricladen Klarheit erlangt zu haben.

Planaria alpina besitzt zwei Paare dorsaler Kanäle von mehr oder weniger geschlängeltem Verlauf; das eine Paar liegt medial innerhalb der dorsalen Längsnerven und findet sich, wenn diese beim Beginn des Pharynx im dorsalen Nervenplexus enden, etwa über den ventralen Längsstämmen; das laterale ist vom Körperrande etwa ebenso weit entfernt als von den Dorsalnerven. Während die Excretionskanäle bei *Planaria lactea* sehr oberflächlich, dicht unterhalb des Hautmuskelschlauches verlaufen, sind sie hier erheblich tiefer in das Mesenchym eingesenkt.

Diese vier Kanäle beginnen in der Augengegend, hier eine Art Netzwerk bildend, durch welches zunächst die lateralen und medialen Kanäle einer jeden Seite verbunden werden, und weiterhin anastomosieren die beiden medialen durch je eine vor und hinter den Augen gelegene Schlinge, von denen die letztere besonders kräftig ausgebildet ist. Nicht unerwähnt sei, daß die Tentakel von Excretionsgefäßen reichlich durchzogen werden; namentlich fiel mir ein etwas stärkerer (4 μ D.) schlangenförmig gekrümmter Kanal auf, der den Tentakel in seiner ganzen Länge durchzog. Es gelang mir jedoch nicht, die Verbindung dieser Gefäße mit jenen der Hauptkanäle mit voller Sicherheit aufzufinden. Die medialen und dorsalen Hauptkanäle derselben Seite rücken vornehmlich in der hinteren Körperpartie mitunter so nahe aneinander, daß man meinen könnte, es liege eine Inselbildung eines Kanalpaares vor — und tatsächlich vereinigen sich hinter der Schalendrüsenregion die medialen mit den entsprechenden lateralen Kanälen, so daß von hier an überhaupt nur ein Paar von Excretionskanälen vorhanden ist, welches über den Längsnerven verläuft und sich gleich diesen am Hinterende im Mesenchym verliert. Eine Annäherung des medialen an den lateralen Kanal zeigt dagegen z. B. Fig. 11 (*exdl* und *exdm*), welche die seitliche Partie eines Querschnittes durch die mittlere Pharyngealgegend darstellt.

Im Gegensatz zu Chichkoff (92), der seine Untersuchungen fast ausschließlich an lebendem Material anstellte, muß ich mit Wilhelmi (06) bemerken, daß ich weder an Schnitten noch am lebenden Tier im Pharynx Excretionskanäle aufgefunden habe. Wenn ich auch das vollständige Fehlen derselben nicht ganz in Abrede stellen will, so erscheint es mir fast undenkbar, daß ich ein solch reichentwickeltes Netzwerk, wie es Chichkoff abbildet und beschreibt, übersehen hätte.

Verbindungen zwischen dem lateralen und dem medialen Kanal derselben Seite konnte ich häufig beobachten und glaube, daß sich in regelmäßigen Abständen, d. h. zwischen den gleich zu erwähnenden Knäueln, immer eine solche Verbindung vorfindet. Ich möchte allerdings betonen, daß sich diese Untersuchung nicht über das ganze Tier erstreckte, sondern daß ich auf diese Verhältnisse nur in einzelnen Körperpartien, so in der vordersten, mittleren und hintersten Körperregion besonders geachtet habe. Zwischen den medialen Kanälen wurden hingegen nur vier Anastomosen beobachtet; das sind die früher erwähnten, in der Augengegend befindlichen und zwei, welche hinter der Geschlechtsöffnung gelegen sind. Die vordere, besonders kräftige (Fig. 13 *exkv*), findet sich in der Schalendrüsenregion, die hintere Anastomose bemerken wir an jener Stelle, an welcher die früher erwähnte Vereinigung der lateralen und medialen Kanäle statt hat. Ich möchte diese Verbindung der medialen Stämme unter sich besonders betonen, weil WILHELMI (06, S. 571) in dem von ihm behaupteten Fehlen der Queranastomosen einen wichtigen Unterschied gegenüber den Verhältnissen der Cestoden erblickt.

Zur Feststellung der Zahl und der Lage von Knäueln und Poren dienten mir vornehmlich lückenlose Querschnittserien, da diese die sichersten Resultate versprechen. Eine Zusammenstellung dieser Verhältnisse bringt die weiter unten gegebene Tabelle. Diese läßt für *Plan. alpina* vor allem erkennen, daß die lateralen Excretionskanäle bedeutend mehr Knäuel und Poren besitzen als die medialen. Außerdem ist auch die Anzahl der Knäuel größer als die der Poren, da nicht jeder Knäuel einen zugehörigen Porus besitzt. Ferner können die Poren von ihren Knäueln mehr oder weniger abgerückt sein; endlich sind Knäuel und Poren nicht immer symmetrisch angeordnet, sondern es finden sich kleine Verschiebungen. Die ersten Knäuel (Fig. 8, 9, 10) mit ihren zugehörigen Ausmündungen finden sich in der Gehirnregion vor; sie liegen verhältnismäßig tief im Innern des Körpers, etwa bis $^1/_4$ der Körperhöhe von der Rückenfläche entfernt, und zeigen im Gegensatz zu denen, die sich in den übrigen Körperpartien vorfinden, trotz bedeutender Größe eine auffallend lockerere Schlingenbildung (vgl. Fig. 11). Wie aus der angezogenen und aus Fig. 12 hervorgeht, verhalten sich die Porenkanäle etwas verschieden. In Fig. 11 läßt der Ausführungsgang des medialen Kanals (*expdm*) an seiner Basis eine deutliche ampullenartige Anschwellung erkennen, während der des lateralen (*expdl*) sich gegen das Epithel zu allmählich verjüngt. Die Weite der Kanäle innerhalb des Epithels ist ebenfalls außerordentlich variabel, man vergleiche in dieser Beziehung Fig. 11 (*expdm* u. *expdl*) und Fig. 12 (*expk*). Infolge von Contractionserscheinungen kommt es, wie es scheint, nicht selten zu trichterartigen Einsenkungen, wie eine solche in Fig. 11 bei *expdm* angedeutet, in Fig. 12 deutlich ausgesprochen ist.

Gefäßkapillaren sah ich namentlich von den lateralen Kanälen abgehen und gegen den Körperrand verlaufen. Wenn ich sie in den mittleren Partien des Körpers in geringerer Anzahl auffand, so glaube ich, daß dies darauf zurückzuführen ist, daß sie hier infolge der dichten Lagerung der Organe schwieriger zu beobachten sind. Leider gelang es mir nicht, Terminalzellen mit Sicherheit aufzufinden.

Das Lumen der Hauptexcretionskanäle beträgt im Durchschnitt 3,5—3,8 μ D., die Dicke der Wand etwa 2,7—2,9 μ. Das feinkörnige Plasma derselben färbt sich bei Sublimat-Essigsäure-Konservierung mit Hämatoxylin-Eosin zart violett, manchmal etwas stärker eosinophil. An der sich ziemlich scharf vom Lumen abhebenden Innenfläche der Excretionszellen konnte ich Cilien mit Sicherheit in den verschiedensten Abschnitten, sowohl in den Kanälen als auch in den Knäueln nachweisen. Ihr eigentümlich körniges Aussehen dürfte auf das Vorhandensein von Basalkörperchen zurückzuführen sein. Gegen das Mesenchym ist die äußere Kanalwand durch ihre dunklere, homogene Färbung verhältnismäßig gut abgegrenzt. Die mit einem deutlichen Chromatingerüst versehenen Zellkerne lassen sich leicht beobachten. Bezüglich der Frage, ob die Excretionskanäle aus durchbohrten oder epithelial angeordneten Zellen bestehen, erlaube ich mir, kein Urteil zu fällen, wenn auch manches für die letzterwähnte Ansicht zu sprechen scheint, so vor allem die Lage der Kerne, von denen nicht selten (Fig. 12) zwei einander gegenüber gelegen sind. Weiterhin scheint mir auch das von Kennel (89, S. 463) für diese Anschauung angeführte Argument viel für sich zu haben.

Auffällig erscheint mir im Gegensatz zu den bisherigen Angaben die verschiedene Ausbildung dieses Organsystems bei den Süßwassertricladen. So besitzt *Planaria polychroa* außer den vier dorsalen noch vier ventrale Kanäle und schließt sich so vollständig an die durch Böhmig (06) genauer bekannt gewordenen Verhältnisse der marinen Tricladen (*Procerodes ulvae*) an. Die inneren ventralen Kanäle (Fig. 14 *exvm*) liegen nach innen von den Markstämmen und sind zuweilen förmlich in sie eingebettet, die äußeren, ventralen (Fig. 14 *exvl*) entfernen sich von den Längsstämmen ungefähr ebensoweit als vom Körperrande; die dorsalen entsprechen in ihrer Lage im wesentlichen den ventralen (Fig. 16). Die einen wie die andern durchziehen im Gegensatz zu dem Verhalten von *Plan. alpina* in reichen Schlängelungen den ganzen Körper, so daß dadurch stellenweise eine beginnende Aufknäuelung vorgetäuscht wird. Komplikationen, die die Untersuchung erschweren, entstehen durch reichliche Spaltung der Kanäle, welche zu Inselbildungen führen, und fernerhin können in diesen sekundären Kanälen Knäuelbildungen auftreten.

Verbindungen zwischen den lateralen und den medialen Kanälen beider Flächen scheinen nicht selten zu sein, bei der außerordentlichen Feinheit derselben (1—1,5 μ D.) kann ich jedoch noch weniger ziffernmäßige Angaben machen als bei *Plan. alpina*. Auch die medialen Kanäle dürften mehrfach unter sich Anastomosen eingehen, die aber viel seltener zu beobachten sind als die früheren, was mit den Befunden an den übrigen Formen gut in Einklang zu bringen ist. Diese Verbindungen finden sich aber nur zwischen den ventralen oder den dorsalen Kanälen, niemals stehen meinen Befunden nach die ersteren mit den letzteren in Verbindung.

Die Knäuel sind hier erheblich stärker ausgebildet als bei den übrigen Formen, wie ein Vergleich von Fig. 14, 16 und Fig. 11 erkennen läßt, doch steht dies nicht mit dem Durchmesser der Kanäle in irgendwelcher Beziehung, wie Fig. 17 für *Polycelis cornuta* beweist. Die Porenkanäle sind im allgemeinen sehr eng und durchsetzen zuweilen in schräger Richtung (Fig. 16 *expdm*) das Epithel, wodurch ihr Nachweis erschwert wird. Wie die Tabelle (S. 413) zeigt, ist die Zahl der hier vorhandenen Knäuel und Poren eine sehr große (50—88). Auch hier sind die lateralen Kanäle reicher an Aufknäuelungen als die entsprechenden medialen, und im allgemeinen übertreffen die dorsalen die ventralen in dieser Beziehung. Das häufigere Auftreten von Knäueln in den lateralen Kanälen möchte ich wenigstens teilweise mit der Inselbildung in Beziehung bringen, da, wie ich früher erwähnte, in den Inseln sekundäre Knäuel entstehen. Wie bereits erwähnt wurde, verlaufen die Excretionskanäle bei dieser Form sehr geschlängelt und diese Eigentümlichkeit bringt es mit sich, daß es sehr schwierig ist, schwächer ausgebildete Knäuel von zufällig reich entwickelter Schlingenbildung (vgl. Fig. 15) zu unterscheiden. Als Kriterium für das Vorhandensein eines Knäuels diente mir die Existenz eines Porus und hieraus erklärt sich, daß in der Tabelle die Zahl der Knäuel mit der der Poren vollständig übereinstimmt. Es ist immerhin möglich, daß ich hin und wieder einen schwach entwickelten Knäuel, der aber, was ja bei *Plan. alpina* vorkommt, keinen Porus nachweisen ließ, nicht als Knäuel auffaßte, sondern in demselben nur eine etwas kompliziertere Schlingenbildung gesehen habe, und daß also möglicherweise auch hier die Zahl der Knäuel die der Poren übertrifft.

Die Verteilung der Knäuel zeigt hier, abgesehen von der Inselbildung und ihren Folgen, ein ähnliches Bild wie bei *Plan. alpina* und bei den später zu erwähnenden Formen. Die ersten Knäuel treten in der Augengegend auf und es ist zu erwähnen, daß die Aufknäuelungen erst allmählich gegen die Körpermitte hin an Größe und Zahl der Windungen zunehmen.

Polycelis cornuta, Pol. nigra und *Planaria lactea* zeigen, wenigstens was Zahl und Lage der Hauptgefäße betrifft, eine ziemlich weitgehende Übereinstimmung. Überall ist nur ein einziges Paar und zwar dorsaler Kanäle vorhanden, die den Körper von den Augen bis zum Hinterende durchziehen. Allerdings möchte ich darauf aufmerksam machen, daß in der vordersten Partie des Gehirns, in der Gegend der Augen sich ein Paar rudimentärer Kanäle vorfindet, welche in ihrer Lage den mittleren dorsalen Kanälen von *Planaria alpina* und *Pl. polychroa* entsprechen, und ich fasse dieselben tatsächlich als die entsprechenden homologen Bildungen auf. Die klarsten Bilder zeigt die erstgenannte Form, denn hier lassen sich die bis 30 μ im Lumen messenden Kanäle, deren Wandung sich überdies sehr klar vom Mesenchym abhebt, mühelos verfolgen. Die beiden Hauptkanäle geben Anlaß zu Inselbildungen, doch liegen, wie man sich durch Zählen der Kanalquerschnitte leicht überzeugen kann, nur selten zwei Inseln derselben Seite nebeneinander. Eine deutliche Anastomose vereinigt beide Kanäle vor dem unpaaren Darmast. Hinter dieser Verbindung beginnen in der Gehirngegend die Aufknäuelungen, die, je mehr wir uns der hinteren Körperpartie nähern, um so mehr gegen die Ventralseite rücken. Sehr instruktiv ist in dieser Hinsicht Fig. 17, die einen Querschnitt durch einen Knäuel der hinteren Pharyngealgegend mit den angrenzenden Partien darstellt. Die Excretionsschlingen steigen hier zwischen den Darmästen direkt bis zur Ventralseite. Auf den ersten Blick könnte man geneigt sein, anzunehmen, daß die am meisten ventral gelegenen Durchschnitte ventralen Stämmen angehören, doch läßt sich durch Kombination der aufeinanderfolgenden Schnitte die Knäuelnatur vollkommen sicher feststellen.

Das Variieren der Kanaldurchmesser wird bei dieser Form schon augenfällig, erreicht jedoch bei *Plan. lactea* den Höhepunkt. Ich vermute daher, daß im Alter ein sekundärer Zerfall der Kanäle eintreten kann, wie es für einige Nemertinen, z. B. für *Stichostemma graecense* und *Geonemertes chalicophora* von Böhmig (98) nachgewiesen worden ist. Denn wäre dieser Wechsel des Kalibers, der vornehmlich bei der Durchsicht von *Planaria lactea* an Querschnitten durch seine regelmäßige Wiederkehr hinter jedem Porus auffällt, nur eine Contractionserscheinung, so müßte die Wand der Kanäle erheblich in ihrer Dicke variieren, was ich aber an den Hauptkanälen niemals beobachten konnte. Die Verteilung der Poren wie der Knäuel ist bei *Pol. cornuta* ebensowenig regelmäßig wie bei den andern Formen, so folgen z. B. einmal zwei Knäuel mit ihren Poren derselben Seite dicht hintereinander, dann kann wieder eine längere Strecke knäuel- und porenlos sein. Nicht einmal die Knäuel des rechten und linken Kanals korrespondieren, sie alternieren ebenso häufig, als sie in ihrer Lage übereinstimmen. Im übrigen zeigen Porus und Knäuel dasselbe Verhältnis wie bei *Planaria alpina*, namentlich die Poren (Fig. 17 *expd*) lassen sich mitunter sehr schön beobachten.

Bei *Polycelis nigra* wird dagegen, wie Wilhelmi (06) mit Recht hervorhebt, durch die wabige Struktur des Mesenchyms sowie wegen der sich schwach färbenden Kanalwände die Untersuchung ganz außerordentlich erschwert. Dazu kommt noch häufige Inselbildung und nur schwache Aufknäuelung. Poren und Knäuel sind jederseits 15—16 (vgl. Tabelle) ebenso wie bei *Pol. cornuta* vorhanden, doch will ich nicht unerwähnt lassen, daß es sich hier ebenso wie bei *Plan. polychroa* bezüglich der Knäuelzahl nur um Minimalangaben handelt. Außerdem ließ sich hier wie bei den übrigen Formen in der Kopfregion eine Anastomose wahrnehmen, aber auch eine hinter der Geschlechtsöffnung in der Schalendrüsenregion befindliche Verbindung der beiden Hauptexcretionskanäle konnte ich nachweisen; sie entspricht jener von *Plan. alpina* vollständig. Hinter ihr liegt noch je ein Paar von Knäueln und Poren. Die Wand der Kanäle zeigt oft eine feine Strichelung, ein Verhalten, das in geringerem Maße auch bei *Plan. polychroa* (Fig. 16 *exdmk*) zu erkennen ist.

Endlich möchte ich noch die Ergebnisse meiner Nachuntersuchung an *Plan. lactea* namhaft machen. Obwohl von Wilhelmi (06) über diese Art eingehende Untersuchungen vorliegen, entschloß ich mich doch, hier nachzuprüfen, weil die behauptete Segmentierung in den von mir untersuchten Formen durchaus keine Anhaltspunkte fand. Dieser Autor glaubt zwischen den Paaren der Darmdivertikel und jenen der Poren Beziehungen gefunden zu haben, aus denen sich eine Segmentierung des Tieres ergeben würde. Durchgeführt wurde diese Untersuchung allein an *Plan. lactea.* Hier finden sich nach Wilhelmi jederseits 32 Darmdivertikel und 8 Poren, die, wie er auch an seiner schematischen Fig. 9 veranschaulicht, so angeordnet sind, daß je ein Paar von Knäueln bzw. Poren auf vier Darmastpaare kommt, so daß sich im ganzen acht Segmente ergeben. Auch bei *Planaria torva* und *Plan. alpina* betragen nach diesem Untersucher die Darmdivertikel ein Vielfaches von acht, nämlich im ersteren Fall 16 oder 24, im letzteren 32. Für *Plan. alpina* ist diese Art eines Segmentierungsversuches, wie ein Blick auf die Tabelle S. 413 lehrt, völlig haltlos, denn einmal sind hier zwei Paare dorsaler Kanäle mit recht verschiedener Porenzahl vorhanden, und außerdem variiert die Divertikelzahl des Darmes, wie schon CHICHKOFF (92, S. 499—500) richtig angibt, zwischen 24 und 32 und beträgt im Durchschnitt etwa 28.

Das Excretionssystem von *Plan. lactea* studierte ich vornehmlich an einer Querschnittserie; Längsschnitte wurden nur zur Kontrolle und wegen der rascheren Orientierung herangezogen. Ich konnte nun an der Querschnittserie auf der rechten dorsalen Seite neun, auf der linken acht Poren nachweisen. Es ist mir sehr wahrscheinlich, daß auch linkerseits neun Poren in Übereinstimmung mit den bei dieser Form nicht besonders markant ausgebildeten Knäueln vorhanden sind, jedoch war an der entsprechenden Stelle eine Faltung der Schnitte eingetreten, die eine sichere Bestimmung des neunten Porus nicht zuließ. Ich möchte das Vorhandensein dieses Porus um so eher annehmen, als alle übrigen Poren, im Gegensatz zu den häufigen Verschiebungen derselben bei allen früher beschriebenen Arten, ziemlich genau paarweise angeordnet waren. Ferner kann ich WILHELMI bezüglich der Anordnung der Knäuel und Poren durchaus nicht beistimmen. Ich habe an Querschnitten von 5 μ Dicke die Abstände der Poren durch Zählen der Schnitte zu ermitteln gesucht und will meine Angaben hier folgen lassen:

1.	Porus	0,648	mm	vom	Vorderende		entfernt.	Lage: Hinter den Augen, doch noch nicht im Bereiche des vorderen, unpaaren Darmastes.
2.	»	1,452	»	»	1.	Porus	entfernt.	
3.	»	1,428	»	»	2.	»	» .	
4.	»	1,464	»	»	3.	»	» .	
5.	»	0,270	»	»	4.	»	» .	
6.	»	1,620	»	»	5.	»	» .	Beginn des Pharynx.
7.	»	1,824	»	»	6.	»	» .	
8.	»	2,250	»	»	7.	»	» .	Gegend des Copulationsapparates.
9.	»	3,324	»	»	8.	»	» .	
10.	»	2,664	»	»	Hinterende		entfernt.	
		16,944	mm	: Länge des ganzen Tieres.				

Die Intervalle zwischen den Excretionsporen sind demnach nicht so regelmäßig, wie der genannte Autor angibt, sondern es wächst im allgemeinen die Entfernung zwischen denselben von vorn nach hinten; nur in der Region direkt vor dem Pharynx liegen zwei Knäuel- bzw. Porenpaare dicht hintereinander. Ich möchte ausdrücklich bemerken, daß dies kein zufälliger, d. h. vereinzelter Befund ist, da ich ihn an Längsschnitten bestätigen konnte. Mithin kann meines Erachtens — auch in Hinsicht auf die Lage des 1. Porus — von einer metameren Anordnung der Knäuel bzw. Poren und der Darmdivertikel keine Rede sein, aber auch meine zuerst gemutmaßte Beziehung zwischen den Poren und den Quercommissuren der Markstämme hat sich bei allen daraufhin untersuchten Formen als unhaltbar erwiesen.

Die beiden Hauptstämme von *Plan. lactea* liegen im Vergleich zu denen der andern Formen am oberflächlichsten und verlaufen oft im Hautmuskelschlauch. Durch Teilung geben sie wiederholt zu Inselbildungen Anlaß und es mag da noch bemerkt werden, daß zuweilen bei einer Teilung jeder der beiden Teiläste einen Knäuel bildet, aus dem je ein Porenkanal hervorgeht, daß aber die beiden durch einen einzigen Porus nach außen münden. Ich glaube, daß in derartigen Fällen die beiden Knäuel als ein einziger aufzufassen sind und daß eine Teilung desselben zugleich mit der Spaltung des betreffenden Excretionskanals auftritt.

So schließt sich denn, um kurz vergleichend zu wiederholen, *Planaria polychroa* mit vier dorsalen und vier ventralen Kanälen hinsichtlich des Excretionssystems im großen Ganzen vollständig an die marinen Tricladen an, wenngleich die dorsolateralen Stämme die meisten Knäuel bzw. Poren aufweisen. Bei *Planaria alpina* sind bereits die ventralen Kanäle vollständig in Wegfall gekommen; die dorsalen sind noch erhalten, verschmelzen jedoch im hintersten Teil oder, mit andern Worten, die medialen obliterieren und die lateralen Kanäle ziehen bis an das Hinterende. Die übrigen Formen, wie *Polycelis cornuta*, *Pol. nigra* und *Planaria lactea* haben eine weitere Vereinfachung erlitten, indem nur mehr die lateralen Stämme unter medialer Verschiebung den Körper durchziehen; die medialen Kanäle sind dagegen nur mehr als Rudimente in der Gegend der vorderen Verbindung in der Nähe der Augen wahrzunehmen.

Übersichtstabelle des Excretionssystems.

Untersuchte Form	Excretionskanäle mit Knäuel und Poren																Kanallumendurchmesser in μ	Wandungsstärke in μ	Ganglienpaare d. Längsnerven und des Gehirns	Darmzipfelpaare
	dorsal								ventral											
	links				rechts				links				rechts							
	lateral		medial		medial		lateral		lateral		medial		medial		lateral					
	Knäuel	Poren	Knäuel	Poren	Knäuel	Poren	Knäuel	Poren	Knäuel	Poren	Knäuel	Poren	Knäuel	Poren	Knäuel	Poren				
Planaria polychroa	88	88	57	57	54	54	73	73	61	61	55	55	50	50	62	62	1—1,5	2,5—3	73	
Planaria alpina	23	22	13	11	11	10	21	19									3,5—4,8	2,8—3	60	28 (32)
Polycelis cornuta	16	15					15	15									5—13	3—4	37	
Polycelis nigra	16	16					16	15									3—12	3—4	29	16
Planaria lactea	9	9					9	8									6—48	6—9		32

Geschlechtsorgane.

Hoden. Die Gesamtzahl der Hoden von *Plan. alpina* beträgt 54 bis 72; sie beginnen dicht hinter den Ovarien und enden an der Basis des Pharynx. Nach außen wird jede Hodenkapsel von einer aus platten, kernhaltigen Zellen bestehenden Tunica propria begrenzt. Dieser schließen sich nach innen zu Samenbildungszellen (Spermatogonien, Spermatocyten I. O., Spermatocyten II. O.) an; im Innern finden wir vornehmlich Haufen von Spermatiden und Bündel von Spermien.

Die Mehrzahl der Hoden sitzt den Vasa deferentia direkt auf und nur diejenigen, welche etwas weiter von ihnen entfernt sind, stehen, wie bereits von Chichkoff (92) angegeben wurde, mit den Samenkanälen durch besondere Vasa efferentia in Verbindung. An der Übergangsstelle der Hoden in die Vasa deferentia bzw. Vasa efferentia sah ich, in Übereinstimmung mit Böhmigs Befunden (06, S. 284, Taf. XV Fig. 4) an *Procerodes ulvae*, Cilien tragende Zellen.

Vasa deferentia. Die beiden, etwas median von den ventralen Längsnerven gelegenen Vasa deferentia, die Chichkoff (92) zuerst in ganzer Ausdehnung erkannte, führen als verhältnismäßig weite Gänge bis zum vorderen Drittel der Pharyngealtasche. Hier erfahren sie eine bedeutende Erweiterung, die das 10- bis 20fache ihres gewöhnlichen Durchmessers erreichen kann; sie bilden die sog. falschen Samenblasen. Diese paarigen Auftreibungen, von Chichkoff (92, S. 520) als »vésicules seminales« angesprochen, laufen ventral zu beiden Seiten des Pharynx nach rückwärts, steigen in der Gegend der vorderen bzw. mittleren Penisregion in die seitlichen Partien der mittleren Körperhöhe, biegen dort, eine Ringmuskulatur erhaltend, nach vorn um und streben einander, die Medianebene gewinnend, zu. Unter verschiedenen Biegungen und Kaliberschwankungen krümmen sie sich abermals caudad, dringen unter Verengung in den Penis ein und vereinigen sich erst innerhalb desselben, wie ich mit Mrázek (04) betonen möchte (vgl. Fig. 18, 19).

Die Wand der Vasa deferentia besteht aus einem Plattenepithel, das nichts andres als die direkte Fortsetzung der Tunica propria der Hoden ist. Hand in Hand mit ihrem Ringmuskelbelag in den hinteren Partien treten ihm nach außen angelagerte Myoblasten auf, was ich mit Stoppenbrink (05) gegenüber Mrázek (04), der von einem deutlichen Drüsenzellenbelag spricht, hervorheben will.

Keimstöcke. Die paarigen Keimstöcke liegen in der vorderen Körperregion ventral, ein wenig nach innen von den Längsnerven zwischen dem ersten und zweiten Darmdivertikel des vorderen unpaarigen Darmastes. Ihre Längsachse steht gleich jener der Hoden auf der des Tieres senkrecht; ihre ovoide Form unterliegt, wie Stoppenbrink (05) betont, keineswegs den starken Veränderungen, welche von Chichkoff (92, S. 525) angegeben werden, was ich in Anbetracht meines reichen Untersuchungsmaterials bestätigen kann.

Die äußere Schicht der Keimstöcke bilden platte Randzellen, welche mit den sog. Stromazellen in Verbindung stehen und so eine Art Gerüstwerk bilden, in dessen Maschen die Keimzellen eingeschlossen sind. Meine Beobachtungen stehen daher jenen von Chichkoff (92, S. 526) gegenüber, da dieser Autor eine zellige Membran der Keimstöcke in Abrede stellt. Die größten Keimzellen, welche ich antraf, hatten einen Durchmesser von 50 μ bei einem Kerndurchmesser von etwa 25 μ; ihr Nucleolus, dessen D. 2 μ betrug, markierte sich stets gut durch seine Färbung. In dem Kern der größten Zellen bemerkte ich acht unregelmäßig verstreute Chromatinfäden. Eine Differenzierung des Protoplasmas, wie sie für andre Tricladen von Bergendal (96*) und Böhmig (06) beschrieben worden ist, ließ sich auch hier erkennen, insofern sich in der Umgebung des Kerns eine konzentrische Schichtung bemerkbar machte, während die peripheren Partien granuliert erschienen.

Bei einigen der von mir untersuchten Exemplare, jedoch nicht bei allen, bemerkte ich in der vor dem Keimstock gelegenen Körperregion Zellhaufen, die zum Teil der Ventralfläche, zum Teil aber auch der Dorsalfläche genähert waren und in ihrem Bau in etwas an die Keimstöcke erinnerten. Sie besitzen gleich diesen eine aus platten Zellen gebildete Hülle, welche mit verästelten Zellen, die das Innere der Haufen durchsetzen, in Verbindung steht. In den Maschen liegen Zellen, welche sich mit Hämatoxylin ungemein intensiv färben. Die Zahl der Zellen beträgt im Maximum etwa 50; die größten von ihnen erreichen einen Durchmesser von 9 μ bei einem Kerndurchmesser von 4 μ. Im allgemeinen zeigen sie eine gewisse Ähnlichkeit mit jüngeren Keim- und Dotterzellen. Was diese Zellhaufen für eine Bedeutung haben, vermag ich nicht zu sagen. Der Gedanke liegt nahe, daß es sich hier um die am weitesten nach vorn gelegenen Dotterstöcke handeln möchte, doch habe ich niemals irgendwelche Veränderungen, z. B. das Auftreten von Dotterkörnchen in ihnen gesehen, selbst nicht bei Tieren, die sich in der weiblichen Geschlechtsreife befanden. Eine Verbindung mit den Oviducten wurde niemals beobachtet und aus diesen Gründen sind mir diese Organe vollständig rätselhaft geblieben. Man könnte sie mit den sog. Parovarien andrer Tricladen vergleichen, womit allerdings nicht viel gesagt ist, da auch diese sog. Parovarien dermalen noch rätselhafte Bildungen darstellen.

Oviduct. Am Oviduct, von Stoppenbrink (05) Eidottergang genannt, können wir mit diesem Autor drei Abschnitte unterscheiden: Die Tuba, die Region der Dottertrichter und den Drüsengang als Endabschnitt.

Die Tuba besitzt außerordentlich hohe Epithelzellen, die einer feinen Basalmembran aufsitzen. Die größten dieser mit basalen Kernen versehenen Zellen liegen dem Keimstock am nächsten, so daß zu dessen Follikelepithel ein scharfer Gegensatz zustande kommt. Die Tuba nimmt an der ventrolateralen Seite des Keimstockes ihren Ursprung, doch besteht zwischen beiden keine direkte Verbindung, sondern es ist eine »Verschlußplatte« im Sinne Böhmigs (06, S. 461, Tab. XV Fig. 14) vorhanden. Die in ihrem distalen Teil meist angeschwollene Tuba enthält in der Regel reichlich Spermamassen, so daß schon Curtis (00, S. 456) diesen Abschnitt des Oviductes für den Ort hält, wo die Befruchtung stattfindet, ja Mattiesen (04, S. 278) spricht geradezu von einem Receptaculum seminis und auch Mrázek (04) stimmt dieser Bezeichnung bei. Drüsenzellen sah auch ich in der Nähe dieses Abschnittes, wenngleich ich nicht so glücklich wie Mattiesen (04) war, ihre Einmündung in die Tube feststellen zu können. Das Vorhandensein der von Stoppenbrink beschriebenen, aus spärlichen Ringfasern bestehenden Muskulatur, welche eine Art Sphincter bildet, kann ich bestätigen.

Im Bereiche der Region der Dottertrichter besitzen die Oviducte ein cylindrisches bis kubisches Epithel, welches bei jugendlichen Individuen einen deutlichen Cilienbesatz trägt. Die Dottertrichter sind kurz und röhrenförmig, wie schon Chichkoff (92) angegeben hat; häufig bilden sie sich jedoch gar nicht aus, so daß die Dotterstöcke den ausleitenden Gängen direkt ansitzen, wie auch von Böhmig (06, S. 462—463) für marine Tricladen angegeben wird. Bezüglich der Verschlußzellen der Dottertrichter zeigt *Plan. alpina* dieselben Verhältnisse, wie sie Böhmig für marine Formen beschrieben hat. Bezüglich der in diesem mittleren Oviductteil vorhandenen Muskulatur muß ich Stoppenbrink (05, S. 52) widersprechen, da der genannte Autor sie in Abrede stellt. Ich konnte hier ebenso wie in der Tube eine schwache Ring- und außerhalb eine überaus zarte Längsmuskulatur nachweisen, denen peripher Myoblasten in sehr spärlicher Anzahl anliegen.

Der Endabschnitt, auch Schalendrüsengang genannt, beginnt an den Schalendrüseneinmündungen, also etwa dort, wo die Oviducte hinter dem Copulationsapparat sich, dorsomedial ansteigend, nach vorn umzuwenden beginnen, wie das Schema der Copulationsapparate (Fig. 18 *ovd*) erkennen läßt. Die Ausführgänge der stark eosinophilen Schalendrüsen, deren Hauptmassen hinter den Begattungswerkzeugen gelegen sind, münden schon vor der Vereinigung der beiden Eidottergänge in dieselben ein und zwar in so ungeheurer Menge, daß an Schnitten das Epithel des Oviductes aus aneinandergereihten Stäbchen mit schwer sichtbaren Kernen zu bestehen scheint. Die Muskulatur des gesamten Endabschnittes besteht, wie Stoppenbrink (05) angibt, innen aus Längs- und außen aus Ringfasern, wovon man sich namentlich an Oberflächenschnitten überzeugen kann. Gleichzeitig fällt die verhältnismäßige Mächtigkeit dieser muskulösen Umhüllung auf und dementsprechend haben auch die den Oviduct begleitenden Myoblasten an Zahl erheblich zugenommen.

Diese Umlagerung der Längs- und Ringfasern an der Grenze der Region der Dottertrichter und der des Endabschnittes verliert an Seltsamkeit, wenn wir bedenken, daß die Drüsengänge möglicherweise als Ausstülpungen des Atriums entstanden sind, während sich der distale Teil der Oviducte, wie bei verwandten Formen erwiesen ist, als solider Zellstrang anlegt. Dort, wo beide Anlagen aufeinandertreffen, kehren sich die Muskelschichten um.

Die Vereinigung der paarigen Schalendrüsengänge zum unpaaren Drüsengang findet in der Drüsenschicht des Penisbeutels statt (Ijima, Kennel (89), Chichkoff); er mündet nach Durchdringung der Längsmuskulatur des Penisbeutels in das innere Atrium dicht vor dem sog. Uterusgang. Der ganze Endabschnitt ist mit verhältnismäßig groben, starren, nach der Mündung zu gerichteten Cilien bedeckt, die höchstwahrscheinlich die Aufgabe haben, die Eier in das Atrium genitale gelangen zu lassen, bzw. ein Rückgleiten derselben unmöglich zu machen, wie schon v. Graff (99) erwähnt.

Dotterstöcke. In ihrer vollen Entwicklung nehmen die Dotterstöcke nicht nur die Septen, sondern auch die interseptalen Partien ein, ja sie schieben und drängen sich überall hinein, so daß sie nicht selten einen starklappigen, fast netzartigen Bau besitzen. Sie beginnen etwas vor den Keimstöcken und enden in der Gegend der Geschlechtsöffnung, Verhältnisse, die sich, wie Chichkoff (92) bemerkt, durch die Lage der Oviducte ergeben. Die Dotterstöcke setzen sich aus zahlreichen großen Dotterzellen zusammen, die im reifen Zustande mit Doppelfärbung von Hämatoxylin-Eosin den roten Farbstoff intensiv speichern. Sie enthalten nach Mattiesen (04) und Stoppenbrink zwei Arten von Einschlüssen in ihrem Protoplasma: Einmal Dotterkugeln als zahlreiche, kleine stark färbbare Körperchen, die mit der Chromatinreduction des Kernes in ursächlichem Zusammenhang zu stehen scheinen, wie es auch Böhmig (91, S. 326) wahrscheinlich gemacht hat. Ferner schließen sie größere Fetttröpfchen in geringerer Anzahl ein. Da meine Untersuchungen nicht speziell auf diese Punkte gerichtet waren, und ich die Objekte mit Alkohol und Xylol, welche das Öl gelöst haben dürften, behandelte, habe ich nur eine Art von Einschlüssen in den Zellen, die Dotterkugeln, gesehen, konnte aber auf Grund von hellen Flecken auf die ehemalige Anwesenheit der Fettröpfchen schließen.

Copulationsapparat. Männlicher Teil. Allen Untersuchern unsrer Art ist stets der im Verhältnis zu seinen Verwandten so überaus schlanke Penis aufgefallen. Er hat die Gestalt eines konischen Zapfens, welcher in seiner ganzen Länge vom engen Ductus ejaculatorius durchbohrt ist (Fig. 18 *dcv*). Sein vorderer Abschnitt ist mit dem ihn umhüllenden Penisbeutel fest verbunden und verwächst an seinen proximalsten Partien zudem mit dem anschließenden Gewebe. Sein distales Ende ragt über die sphincterartige Faltenbildung (*sphf*) des Penisbeutels beim vollständig erwachsenen Tier in das äußere Atrium genitale (*atg*). Wie Mrázek (04, S. 6—7) ausführt, ist die Penisoberfläche infolge des Zuges der Antrumwand durch die Längsmuskulatur (*rlm*) des Penisbeutels in Mitleidenschaft gezogen und ebenfalls gewellt. Der Peniszapfen besteht aus einer Anzahl ihn zusammensetzender Elemente, die erst Stoppenbrink (05) in ihrer Vollständigkeit erkannte und die eine Gliederung in drei Hauptschichten zulassen.

1) Außenschicht. Gegen das Genitalatrium ist sie durch ein 4—5 μ hohes, cilientragendes Epithel abgegrenzt. Eine Einsenkung des kernhaltigen Teiles desselben, wie derartiges Stoppenbrink vermutet, konnte ich niemals wahrnehmen. Nach innen zu folgt eine kräftige (8 μ D.) Ringmuskelschicht (Fig. 19 rm_1), an diese legen sich zarte, meist isolierte Längsfasern (Fig. 19 lm_1), die durch Ijima (87, S. 347) festgestellt, von Kennel (89, S. 460) und Chichkoff (92, S. 524) aber übersehen wurden, weshalb diese Autoren dem Penis die Fähigkeit, selbständige Krümmungen auszuführen, absprachen. Ihnen lagern sich von Stoppenbrink erkannte Myoblasten (Fig. 19 mk_1) an, die Kennel und Chichkoff ebenso wie die ihnen entsprechende innere Schicht (Fig. 19 mk_2) als Bindegewebskerne angesehen haben.

2) Mittelschicht. Diese besteht aus Bindegewebe, das von Radiärmuskeln (Fg. 18, 19 *rdm*) durchquert und von Drüsenausführungsgängen (Fig. 19 *drg*), die den Penis der Länge nach durchziehen, durchsetzt werden. Die zugehörigen Drüsenkörper, von denen Stoppenbrink nichts erwähnt, bilden einen Teil der später zu besprechenden Penisdrüsen (Fig. 18 *pdr*) und sind cyanophiler Natur, also Mucindrüsen.

3) Innenschicht. Ihr Aufbau erinnert an die Außenschicht, indem

wir Myoblasten (Fig. 19 mk_2), zarte Längsmuskelfasern (lm_2) und eine 8—10 μ dicke Ringmuskulatur vorfinden, die die direkte Fortsetzung jener der Vasa deferentia (mk_2) ist. Den Ductus ejaculatorius kleidet schließlich ein mit deutlichen Kernen versehenes kubisches Epithel aus.

Die Vereinigung der Vasa deferentia erfolgt, wie ein Blick auf Fig. 18 und Fig. 19 lehrt, erst innerhalb des freien Peniszapfens. Schon beim Eintritte in denselben legt sich eine gemeinsame Ringmuskelschicht (Fig. 19 rm_2) um die sehr engen Gänge, die bei früheren Beobachtern, zumal bei Betrachtung nach der Quetschmethode, den Eindruck einer Vereinigung hervorriefen.

Um Irrtümer in der Bezeichnung zu vermeiden, spreche ich als inneres Atrium genitale den den Penis umschließenden Hohlraum an; den mächtigen, ihn umgebenden Bulbus aber will ich mit Kennel (89, S. 460) Penisbeutel nennen, und die das äußere Atrium genitale von dem inneren trennende Falte (Fig. 18 *sphf*) bezeichne ich als Sphincterfalte, sie ist der von Graff beschriebenen Penisscheide homolog.

Penisbeutel. Der Penisbeutel, vielfach auch Penisscheide genannt, ist schon den ersten Untersuchern aufgefallen, da seine außerordentlich mächtige Längsmuskelschicht bei geschlechtsreifen Tieren als heller Fleck auffällt, der noch heute als ein gutes äußeres Erkennungsmerkmal für erwachsene Exemplare angesehen werden darf; bildet doch der Penisbeutel in seinem Aufbau und in seinen Beziehungen zum eingeschlossenen Penis die wesentlichste Arteigentümlichkeit von *Plan. alpina*. Mit seiner Struktur haben sich daher alle Forscher, die nach charakteristischen anatomischen Kennzeichen suchten, angelegentlich befaßt. So geben Ijima (87, S. 346) und Kennel (89, S. 460) bereits eingehende Schilderungen. Chichkoff (92, S. 524), der in völliger Unkenntnis selbst der von ihm angeführten Literatur arbeitete, wie ihm auch von andrer Seite (Mrázek) zum Vorwurf gemacht worden war, führt Kennels Arbeit an, kann sie aber unmöglich gelesen haben, da er sonst aus dieser trefflichen Darstellung in Wort und Bild die Identität seiner *Plan. montana* nov. sp. mit *Planaria alpina* (Dana) erkannt haben müßte.

Wie am Penis, können wir auch hier mehrere Schichten unterscheiden. Die zu äußerst gelegenen Drüsen und Myoblasten sind bis in die neueste Zeit in der verschiedensten Weise gedeutet worden. Ijima (87, S. 346) spricht von einem Bindegewebe, welches die darunter gelegene Längsmuskulatur mit dem umgebenden Gewebe vereinigt, Kennel (89, S. 460) bemerkt, daß die zahllosen Kerne keine Muskelkerne, sondern ganze, birnförmige Zellen darstellen, die ihre Fortsätze zwischen die Muskelblätter hineinsenden, und gibt auch diesbezüglich in Fig. 17 eine Abbildung. Ihrer Form nach seien sie zwar Drüsenzellen, aber mangels deutlicher Ausführungsgänge müsse er sie für eigentümliche Bindegewebszellen halten, die den Konnex mit dem umgebenden Gewebe herstellen. Chichkoff (92, S. 524) ist um eine Deutung dieser Organe nicht verlegen: »Autant que je puis l'affirmer, ces glandes sécréteraient une substance chitineuse, formée des plaques qui sont disposées suivant les meridians.« Nach ihm sind es also einfach Drüsen, die die Chitinplatten, wofür er die unter den Drüsen gelegene radiäre Längsmuskulatur ohne jeden zwingenden Beweis hält, absondern. Mrázek (04, S. 7—8) stellt abermals die drüsige Natur dieser Zellen fest, berichtigt aber Chichkoffs Irrtum, der dies, wie seine 1903 erschienene Arbeit zeigt, bereits indirekt selbst getan hat, und weist die Einmündung dieser Drüsen in die Penisscheide nach; namentlich im hinteren Teil des Penisbeutels ist die Ausmündung der Drüsen deutlich sichtbar.

Stoppenbrink (05, S. 537, Fig. 10) hält die in Rede stehende Schicht für Myoblasten der Längsmuskeln und vielleicht auch teilweise für die Kerne der darunter befindlichen Gewebelage. Er schreibt (S. 537): »An geeigneten Stellen konnte ich in der Tat beobachten, wie der Ausläufer einer solchen Zelle an eine Muskelfaser herantritt, nämlich auf Sagittalschnitten erhält man unter Umständen recht anschauliche Bilder, die das Eindringen der Myoblastenausläufer in die Muskelplatten deutlich vor Augen führen.«

Ich kann nun keiner dieser Anschauungen völlig beipflichten, bin vielmehr auf Grund meiner Beobachtungen zu der Ansicht gekommen, daß diese mächtige (bis 64 μ D.) kugelschalenförmige Schicht mit der einzigen nennenswerten Unterbrechung durch den Vorhof zwei verschiedene Elemente unterscheiden läßt: Einmal größere Drüsenzellen (Fig. 18, 19 *pdr*), deren Kerne deutliche excentrisch gelegene Nucleolen besitzen und deren Ausführungsgänge (vgl. Fig. 18) sich als sehr feine Kanäle besonders zahlreich in der Gegend der Sphincterfalte vorfinden. Hier dringen sie zwischen die Längsmuskelblätter ein, durchdringen das daruntergelegene fibrilläre Gewebe (*fg*) und münden, das Epithel durchbohrend, in das innere Atrium genitale. In den vorderen Abschnitten entsenden diese Penisdrüsen ihre Drüsengänge in den Penis selbst, wie auch oben erwähnt wurde. Dann finden sich kleinere Zellen (Fig. 19 *mk*) von länglich birnförmiger Gestalt mit schärfer gefärbten, nicht selten spindeligen Kernen, die mit den mächtigen Längsmuskeln (*rlm*) und teilweise auch mit dem darunter liegenden fibrillären

Gewebe (*fg*) in Verbindung stehen, und diese fasse ich mit STOPPENBRINK als Myoblasten auf.

Unter dieser Schicht liegen radiär gestellte, halbmondförmige Längsmuskelplatten (Fig. 18, 19, 20 *rlm*), die den größten Teil des Penisbeutels formen. Diese Region gibt stets eine sehr klare Muskelfärbung, so mit VAN GIESONS Färbemethode, hat auch sonst bei Lebendbeobachtung wie im macerierten Zustand in ihrer Struktur durchaus Muskelcharakter; es ist daher CHICHKOFFS Irrtum, wie auch MRÁZEK hervorhebt, schwer verständlich, deutet doch, abgesehen vom Kernmangel, gar nichts auf chitinöse Beschaffenheit. Diese Muskelplatten zerfallen in eine große Anzahl von im Vergleich zu den sonstigen contractilen Elementen unsrer Tiere immerhin beträchtlich dicken Fasern (vgl. Fig. 19, 20 *rlm*). Kerne von spindeliger Form finden sich nur ausnahmsweise (Fig. 19) zwischen den Längsfasern, doch ist es ohne weiteres klar, daß diese ausnehmend mächtige Muskelschicht eine größere Anzahl von Kernen voraussetzt; diese sind eben von dem contractilen Bestandteil abgerückt und finden sich, wie früher erwähnt wurde, zwischen den außerhalb gelegenen Drüsen vor. Die Plasmafortsätze der zugehörigen Zelleiber zwängen sich gleich den Drüsengängen, doch gleichmäßiger verteilt, zwischen die Muskelscheiben ein. Vergleicht man die Zahl der Fibrillen mit jener der dazugehörigen Myoblasten, so muß man, selbst wenn man mit STOPPENBRINK auch die von mir als Drüsen angesprochenen Gebilde dazurechnet, annehmen, daß ein Muskelkern zu mehreren Fibrillen in Beziehung stehen muß, was bei den Plathelminthen durchaus nichts Außergewöhnliches ist.

Diese Längsmuskeln müssen nun im Hinblick auf ihre Funktion aus mechanischen Gründen mit ihrer Umgebung, auf die sie wirken sollen, möglichst solid verwachsen sein. Diese Überlegung erklärt uns den lockeren Zusammenhang mit dem peripheren Gewebe, so daß es selbst an manchen Schnittserien den Anschein hat, als hingen hier beide Systeme überhaupt nicht zusammen, eine Beobachtung, die MRÁZEK (04, S. 8) zur Ansicht führt, daß der Penisbulbus nur in der Gegend der Ringfalte (*sphf*) des Atriums befestigt ist, so daß zwischen Penisbeutel und der peripheren Körperpartie geradezu ein Hohl- oder Spaltraum besteht, der nur hier und da Verbindungsnetze aufweist. VEJDOVSKÝ (89), dessen Ansicht mir nur durch die MRÁZEKsche Arbeit bekannt ist, soll diesen Spaltraum auch am lebenden Tier beobachtet haben, was meiner Ansicht nach aber auf einer Täuschung zu beruhen scheint; die stark lichtbrechende Penisbeutelmuskulatur mag die Ursache dazu bilden. Ich muß diesen Spaltraum, der sich nur bei ungünstig konservierten Exemplaren vorfand, als Artefact auffassen, trotzdem sich Mrázek gegen diese Deutung besonders verwahrt. Und dies tue ich mit Stoppenbrink (05, S. 537), der in seiner ausgezeichneten Darstellung erwähnt, daß ihm dieser vermeintliche Spaltraum auch bei *Planaria polychroa* begegnet sei, wo die von Mrázek für *Plan. alpina* angenommene Umstülpung des Penisbeutels doch unmöglich zutreffen kann. Gerade für *Plan. polychroa* habe ich mich von der Richtigkeit der Angabe Stoppenbrinks überzeugen können. Steht nun der Penisbeutel und im besonderen dessen wichtigster Teil, seine Muskulatur, mit der Gewebeperipherie nur in lockerem Zusammenhang, der durch den kompakten Aufbau dieses Organs um so augenfälliger wird, so ist dafür ihre Verbindung mit dem sich anschließenden Gewebe der fibrillären Schicht eine um so innigere. Hinten werden diese Muskelplatten, indem ihre Längsfasern mit jenen der verstärkten Längsmuskulatur des Atriums verwachsen, sehr wirksam befestigt; ihre Innenkanten stehen durch eigenartige Gewebszüge (Fig. 18, 19, 20 *f*) mit der fibrillären Schicht und mit der Penisbeutelwand (Fig. 19, 20 *epb*) in Verbindung. Im vordersten Abschnitte jedoch, wo kein freier Penis vorliegt, verlöten sich diese sehnigen Stränge, die von Mrázek (04, S. 7) zuerst als »Falten« beschrieben wurden, mit der muskelkräftigen Wand der Vasa deferentia (vgl. Fig. 18), wie ich im Gegensatz zu Mrázek, der von dieser Verbindung nichts erwähnt, besonders hervorheben möchte, da dadurch eine Umstülpung des Penisbeutels im Sinne des genannten Autors von vornherein unmöglich gemacht wird.

Das sich anschließende, 17—22 μ dicke fibrilläre Gewebe (Fig. 18, 19, 20 *fg*) bildet ein dichtes Geflecht anastomosierender, wellig verlaufender Fasern, die hauptsächlich ringförmig angeordnet sind. Vor Mrázek und Stoppenbrink wurde diese Partie als eine aus sehr zarten Fasern bestehende Ringmuskulatur angesehen, während die genannten Autoren, besonders aber der letztere in ihnen Bindegewebe sehen, gestützt auf Färbungsversuche mit nach Blochmann modifizierter van Gieson-Lösung. Auch meine Präparate zeigen bei Doppelfärbung von Hämatoxylin-van Gieson deutlich die Reaktion von Bindegewebe, während die außerhalb gelegenen Muskelplatten sehr schön gelbbraun gefärbt erscheinen. Die Beobachtung Mrázeks, daß sich dieses feinfaserige Gewebe ontogenetisch aus typischer Ringmuskulatur entwickelt, konnte Stoppenbrink bestätigen; leider gelang es ihm nicht, Übergangsstadien zu fixieren. Kerne nahm Stoppenbrink gleich mir niemals in dieser Zone wahr, sah aber Zellfortsätze von der peripheren Kernschicht her eindringen, Verhältnisse, die in Fig. 20 in der Längsmuskelschicht (*rlm*) als senkrechte Striche erscheinen. Mit Rücksicht auf die erwähnten Angaben Mrázeks und Stoppenbrinks kann ich mich jedoch nicht entschließen, diese Schicht als Bindegewebe schlechthin aufzufassen, und ich möchte es weiteren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen überlassen, diese Frage zu entscheiden.

Wie schon früher erwähnt, wird diese Schicht in radiärer Richtung von sehnigen Gewebszügen durchsetzt, die sich, wie Fig. 19 u. 20 erkennen lassen, an die Längsmuskeln ansetzen und zum Penisbeutelepithel ziehen, woselbst sie sich an etwas vorgewölbte Epithelstellen anheften, wodurch wellige Verbiegung durch Zugspannung entsteht (vgl. auch Fig. 18). Ein Teil dieser radiär verlaufenden Fasern anastomosiert außerdem mit jenen des fibrillären Gewebes (Fig. 19).

Darunter liegt die Basalmembran als Fortsetzung jener des äußeren Atriums und auf sie folgt kubisches, 4—7 μ hohes Epithel (Fig. 19, 20 *epb*) mit deutlichen Kernen; es gleicht dem äußeren Penisepithel (Fig. 19 *epp*) und geht auch vorn in dieses über.

Bezüglich der Funktion des männlichen Copulationsapparates gibt Kennel die erste genaue Schilderung. Er ist überzeugt, daß derselbe Effekt zustande kommt, wenn wie bei allen verwandten Arten der Penis kräftig, der Penisbeutel aber schwach entwickelt ist, oder wenn, wie im vorliegenden Fall, das Verhältnis das umgekehrte ist. So muß eine Contraction der Längsmuskelblätter eine derartige Verkürzung des ganzen Bulbus zur Folge haben, daß die Ansatzstelle des Penis selbst schon der Geschlechtsöffnung genähert wird. In dieser Contractionsphase wird zumeist der Penisbeutel konserviert; der schmächtige Penis ragt dann über die Sphincterfalte in das äußere Atrium genitale hinaus, ein Verhalten, das in unserm Schema (Fig. 18) angedeutet erscheint. Chichkoff (92) zieht keine Konsequenzen bezüglich der Funktion seiner Chitinplatten, Mrázek glaubt aber auf Grund seiner früher erörterten Anschauung über den Zusammenhang von Penisbeutel und Umgebung an eine wenigstens teilweise Vorstülpung des ganzen Copulationsapparates, eine Annahme, deren Prämissen ich, wie erwähnt, nicht beipflichten kann. Aber, auch abgesehen davon, erscheint mir eine derartige Umstülpung eines so mächtigen, kompakten Gebildes nicht wahrscheinlich. Vielmehr muß ich mich Kennels Ansichten anschließen mit der Erweiterung Mrázeks und Stoppenbrinks, die auf Ijima (87) zurückgreift, daß nämlich der Penis durch seine von Kennel übersehene Längsmuskulatur auch selbständige Krümmungen auszuführen vermag, während ihm seine kräftige Ringmuskulatur eine weitgehende Verlängerung gestattet.

So isoliert auch der männliche Begattungsapparat von *Plan. alpina* auf den ersten Blick infolge des überaus schlanken, wenig muskelkräftigen Penis und des kolossal entwickelten Penisbeutels mit seiner mächtigen, eigenartig gestalteten Muskulatur dastehen mag, bei näherer Betrachtung ergeben sich doch verwandtschaftliche Beziehungen, namentlich wenn wir uns mit Hilfe der Ontogenie Klarheit zu verschaffen suchen. Schon VEJDOVSKÝ (89), dessen betreffende Publikation mir jedoch nur nach MRÁZEK (04) bekannt ist, ermittelte an unsrer Form, daß jüngere Tiere einen verhältnismäßig viel kräftigeren und größeren Penis besitzen oder, mit andern Worten, daß sich das Verhältnis von Penis zu Penisbeutel im Laufe ontogenetischer Entwicklung zugunsten des letzteren gestaltet, welche Angaben ich auch zu bestätigen vermag, und MRÁZEK (04, S. 8) konnte Ähnliches auch für *Plan. montenegrina* beobachten. STOPPENBRINK (05) führt die erwähnten Beziehungen etwas näher aus. So bemerkt er bei *Plan. gonocephala* Andeutungen der Umformung der den Penis umgebenden Längsmuskeln zu radiär gestellten halbmondförmigen Lamellen und stellt folgende Reihe auf: *Plan. polychroa* mit voluminösestem Penis, aber mit dem schwächsten Penisbeutel; *Plan. gonocephala*, den Übergang zwischen *Plan. polychroa* und *Plan. alpina* vermittelnd; endlich *Plan. alpina* bzw. *Plan. montenegrina* als die extremsten Endglieder dieser Reihe mit schwächstem Penis, aber kräftigst entwickeltem Penisbeutel.

Weiblicher Teil. Der sog. Uterus, von mir als Receptaculum seminis angesprochen, besteht aus einer »Uterustasche« und einem »Uterusgang«. Jene liegt als unregelmäßiges, sackförmiges Gebilde zwischen der Pharyngealtasche und dem männlichen Copulationsorgan in der dorsalen Körperpartie. Sie ist von einem Drüsenepithel ausgekleidet, dessen birnförmige Zellen mit ihrem verjüngten Ende einer feinen Basalmembran aufsitzen; der abgerundete, oft kolbig angeschwollene distale Zelleib ragt frei in das Lumen. Im basalen, homogenen Plasma sitzt der mit einem excentrischen, stark färbbaren Nucleolus ausgestattete Kern, während das mehr distale Plasma zahlreiche Vacuolen enthält, die gegen das freie Ende zu stark lichtbrechende Körnchen von verschiedener Färbbarkeit einschließen. Bilder, wie sie CHICHKOFF (92), Secretionsstadien betreffend, in Fig. 60 *a*, *b*, *c* gibt, konnte ich ebenfalls beobachten. In der »Uterushöhle« findet man häufig Secretmassen, welche in manchen Fällen aus cyanophilen oder violetten Körnchen bestehen, in andern eine homogene Beschaffenheit aufweisen.

Der Gang des Receptaculums (Fig. 18, 19 *rcg*) verläuft, wie Fig. 18 leicht erkennen läßt, dorsal vom Penisbeutel, durchsetzt die Gabelung der Oviducte, biegt hierauf ventralseits um und mündet direkt hinter dem unpaaren Oviduct in das Atrium genitale. Er besteht (Fig. 19 *rcg*) aus einem kubischen bis cylindrischen Epithel, dessen nach vorn gerichtete Cilien schon CHICHKOFF (92, S. 531) erwähnt, sowie aus einer von Ring- und Längsfasern gebildeten Muskulatur. IJIMA (87, S. 420) gibt außerdem noch dazwischen gelegene Radiärmuskeln an, doch konnten weder CHICHKOFF (92) noch ich diese Fasern nachweisen.

Über die Funktion dieses bisher meist als »Uterus« angesprochenen Organs macht sich bis heute eine außerordentliche Unsicherheit geltend, was in Anbetracht der verschiedenen Beobachtungen auch nicht Wunder nehmen kann. Ich will hier auf die Geschichte dieser Frage nicht eingehen, da CHICHKOFF (92, S. 533), BERGENDAL (92) und neuerdings auch MATTIESEN (04, S. 278—80) sich darauf eingelassen haben. Letzterer hat den obersten Teil des Eidotterganges, die Tuba, als Receptaculum seminis in Anspruch genommen. Die Funktion, die MATTIESEN jedoch dem Uterus seiner untersuchten Tiere zuteilt, kann ich bei *Planaria alpina* nach meinen Befunden unmöglich voraussetzen. Unter 16 in Schnittserien zerlegten Individuen fanden sich bei einem in aller erwünschten Deutlichkeit Spermienklumpen im »Uteruslumen«. Das Tier wurde im Winter konserviert, die »Uteruszellen« sonderten reichlich Secret ab, so daß die Spermien wie in einem feinen Netz eingeschlossen lagen; die Hoden produzierten noch reichlich Sperma, Dotterstöcke und Schalendrüsen waren wohl entwickelt, so daß man von voller Geschlechtstätigkeit reden darf. Der »Uterus« scheint mir also ein Receptaculum seminis zu sein, wie dies schon KENNEL (89, S. 457) für unser Tier erkannte. Sein Drüsenepithel dient offenbar dazu, um das Sperma lebensfähig zu erhalten. Während der Begattung, bei welcher, wie VOIGT (KENNEL 89) ermittelte, die copulierten Individuen ihre Bauchflächen aneinanderlegen, aber nach entgegengesetzten Seiten hinsehen, gelangt das Sperma des als Mann funktionierenden Tieres in das innere Atrium genitale des andern, um von hier in das Receptaculum seminis einzuwandern, unterstützt von dessen in diesem Sinne gerichteten Cilien. Ein kleiner Teil mag auch den engeren und bedeutend längeren Weg durch die Oviducte zur Tuba machen; wenigstens sah ich auch an jenem Exemplar, das Spermien im »Uteruslumen« enthielt, viele Spermatozoen in der Tuba. Die Muskulatur des »Uterusganges« dient nur, wie KENNEL (89) nahe legt, dazu, um im Bedarfsfall Samenfäden durchzulassen, oder die Öffnung zu verschließen. Vielleicht durch chemotaktische Reize angelockt, wandern die Spermien die Eidottergänge hinauf und warten in der Tuba auf den Durchgang der Eier, um sie zu befruchten. Die Tuba bildet daher, wie CURTIS (00, S. 456), MATTIESEN (04, S. 278), MRÁZEK (04), STOPPENBRINK (05, S. 521) und BÖHMIG (06, S. 461) angeben, auch eine Art Receptaculum, die ich dem »Uterus«, also dem Hauptreceptaculum oder primären Receptaculum seminis als Neben- oder sekundäres Receptaculum seminis gegenüberstellen möchte. Bedenkt man nun, daß jede geschlechtsreife *Planaria alpina* nach STOPPENBRINK (04, S. 28) jährlich durchschnittlich drei Kokons in größeren Zwischenräumen (etwa 2 Monate) ablegt und die Eier derselben mit dem Sperma einer Begattung befruchtet, so erscheint eine Differenzierung in ein Haupt- und ein Nebenreceptaculum durchaus nicht befremdend.

Die älteste Beobachtung bezüglich des »Uterus« als Spermaaufbewahrungsort finden wir bei MAX SCHULTZE (1857). KENNEL (89, S. 447) stellte dies bei nach der Begattung getötetem Material von *Plan. polychroa* fest, LANG (81, S. 189) und WENDT (88, p. 252) sahen es noch früher an *Gunda*, BERGENDAL (92) fand sogar bei *Plan. torva* eine Spermatophore, WOODWORTH (91) behauptet für *Phagocata gracilis* Eier und Spermien gesehen zu haben. CHICHKOFF (92, S. 533) führt bei *Plan. alpina* als Inhalt des »Uterus« Spermien und Eier an. Nach BERGENDAL (92) finden sich im »Uteruslumen« von *Plan. polychroa* Dotterzellen, während Eizellen nicht wahrgenommen werden konnten, ich selbst fand Spermien wie erwähnt bei *Plan. alpina*, sah eine Spermatophore bei *Plan. gonocephala*, auf welche Bildung ich noch zurückkommen muß, und überzeugte mich schließlich noch an Präparaten, welche mir Prof. BÖHMIG zur Verfügung stellte, von deren Vorkommen bei *Polycelis nigra* davon. Jene Fälle aber, wo bei Planarien Dotterzellen oder gar Eier im Receptaculum seminis beschrieben werden, muß ich entweder auf pathologische oder Zufallserscheinungen oder endlich auf Irrtümer zurückführen, denn ich kann mir kaum denken, daß bei so nahe verwandten Formen mit so übereinstimmendem Bau und so uniformer Lebensweise diese Gebilde eine so verschiedene Aufgabe hätten, daß sie bei einer Form als Receptaculum, bei einer andern als Kokonbildungsraum fungieren sollen.

Bemerken möchte ich, daß mir an den untersuchten Individuen von *Plan. alpina* kein Gebilde unterkam, das ich dem accessorischen Organ WENIGS (01) und MRÁZEKS (04, S. 12) an die Seite stellen könnte. Es bleibt daher noch eine offene Frage, ob dieses uterusähnliche Organ als ein teratologisches Gebilde oder als ein Homologon der Bursa copulatrix (muskulöses Drüsenorgan) andrer Planarienarten aufzufassen ist.

Eine Tatsache *Pl. gonocephala* betreffend, die ich an Schnittserien des bearbeiteten Tatra-Materials konstatierte, möge hier eingeschaltet werden. Ich fand im »Uterus« eine Spermatophore mit aller erwünschten Deutlichkeit, also ein Befund, der die Angabe MAX SCHULTZES vom Jahre 1857 bestätigt, die KENNEL (89, S. 458) bezweifelte, weil, wie dieser Forscher meinte, das bei der Begattung als Mann fungierende Tier ein besonderes Organ zur Spermatophorenbildung und zwar in der Penishöhlung besitzen müßte, was aber nicht der Fall ist. Dieser Ansicht möchte ich folgendes gegenüberstellen. STITZ (01, S. 424) macht für die von ihm untersuchten *Microlepidopteren* wahrscheinlich, daß in der Bursa copulatrix nach der Begattung ein dieselbe auskleidender, mit Sperma erfüllter Sack, die Spermatophore, entsteht. Vom Vorhandensein einer solchen Spermatophore konnte ich mich übrigens selbst bei *Chloroclystis rectangulata* L. überzeugen. Es wäre also nicht undenkbar, daß Ähnliches vom »Uterus« unsrer *Plan. gonocephala* gelten könnte. Die Spermatophore machte, als das Tier in Xylol aufgehellt war, den Eindruck eines Kokons. Vielleicht sind darauf die diesbezüglichen Irrtümer so vieler Autoren von der Kokonbildung im »Uterus« zurückzuführen. An Schnitten ergab sich, daß die Hülle der in der Mitte der Blase gelegenen Spermatophore bei Doppelfärbung von Hämatoxylin-Eosin sich stark eosinophil färbt. Sie ist sehr scharf konturiert, zeigt sich auch bei starker Vergrößerung homogen, mag aber vielleicht ebenfalls aus kleinen Prismen bestehen, wie dies MATTIESEN (04) für den Kokon angibt. Dorsal von dieser Spermatophore findet sich eine eosinophile Secretanhäufung. Woher stammt nun dieses Secretionsprodukt? Die Secrettröpfchen des Uterusepithels, wenn sie noch in den Drüsenzellen liegen, sind meist cyanophil; doch finden sich auch eosinophile Tropfen, wenn auch in weniger scharf ausgesprochener Färbung. Da wir somit auch hier, ähnlich wie bei *Plan. alpina*, im Secret Übergänge von blau durch violett zum schwächeren Rot finden, könnte das Secret im Laufe von weiteren Veränderungen später rein eosinophil werden, um dann einerseits die Schleimmasse, anderseits die Spermatophore zu bilden, falls nicht beide Gebilde in ursächlichem Zusammenhang stehen. Ich wenigstens wüßte nicht, welche Drüsen man sonst dafür verantwortlich machen sollte, denn Drüsengänge, die zwischen den Receptaculumzellen oder durch dieselben münden, wie für manche Formen behauptet wird, konnte ich niemals beobachten.

Das die Spermatophore bergende Exemplar befand sich im Zustand weiblicher Geschlechtsreife, auch der Oviduct war voll von Sperma; Dotterstöcke und Schalendrüsen zeigten sich in voller Funktion.

Atrium genitale. Das mit dem Genitalporus beginnende Atrium genitale zerfällt in zwei Abschnitte, die ich als äußeres und als inneres Atrium bezeichne; die Grenze zwischen beiden bildet die der Penisscheide homologe Sphincterfalte (Fig. 18 *sphf*). Daß von einem Antrum masculinum und einem Antrum femininum hier keine Rede sein kann, lehrt ein Blick auf das Schema des Geschlechtsapparates (Fig. 18).

Die Auskleidung des Genitalatriums wird von der direkten Fortsetzung der Körperwand gebildet und besitzt daher auch ihre Elemente als: Flimmerepithel, das zuerst Chichkoff (92) bei unsrer Form feststellte, Basalmembran und Hautmuskelschlauch. Dieser verliert aber an der Geschlechtsöffnung die zwischen Ring- und Längsfasern gelegenen Diagonalmuskeln, doch erfährt hier die Ringmuskulatur eine bedeutende Verstärkung, so daß ein Sphincter zustande kommt. Im übrigen Teil des äußeren Atriums liegen die gewöhnlichen Verhältnisse vor und nur in der Gegend der Sphincterfalte zeigen beide Muskelschichten eine außerordentliche Entfaltung, ja die Ringfasern ordnen sich sogar zu transversalen Platten an, so daß im Längsschnitte (vgl. Fig. 18) bei schwächerer Vergrößerung Radialfasern vorgetäuscht werden. Der hier mächtige Längsfaserzug verwächst, wie früher erwähnt, mit den radial gestellten Längsmuskelscheiben des Penisbeutels, während die Ringmuskeln allmählich in das fibrilläre Gewebe übergehen. Im Bereiche der Sphincterfalte ist das Epithel eingesenkt (Fig. 18 gestrichelt), während es in den übrigen Partien des Atriums aus gewöhnlichen kernhaltigen Epithelzellen besteht. Sowohl am Genitalporus als auch an der Sphincterfalte erfolgt aus mechanischen Gründen eine ansehnliche Verdickung der Basalmembran. In der Nähe der Geschlechtsöffnung münden in das Atrium Drüsengänge, deren Drüsenkörper vornehmlich in den lateralen Körperpartien liegen und cyanophiles Secret produzieren. Chichkoff (92, S. 533) fand, daß sich bei Tieren mit halbfertigem Kokon das Epithel der »cloaque« in Drüsenepithel umwandelt; ich selbst verfüge über keine eignen Beobachtungen, um diese Angabe des genannten Autors bestätigen oder widerlegen zu können.

Biologie und geographische Verbreitung. Bezüglich der Lebensweise und des Vorkommens unsrer Tiere kann ich den trefflichen Beobachtungen Voigts, der durch seine zahlreichen Arbeiten (91, 94, 95, 95*, 96, 99, 01, 03, 04) die Biologie von *Plan. alpina* zu der bestbekannten aller Süßwassertricladen gemacht hat, nur wenig hinzufügen.

Auf den Pflanzenwuchs im Bache oder an seinen Seitenrändern kommt es, direkt wenigstens, nicht an, wie ich Wilhelmi (04) gegenüber, der eine Abhängigkeit von *Nasturtium* behauptet, besonders erwähnen muß. Auch GAMBLE (93—95, S. 31) konnte bei marinen Tricladen keine direkte Beziehung zwischen ihnen und den Pflanzen, auf welchen sie leben, vorfinden. Ein indirekter Zusammenhang zwischen dem Pflanzenwuchs und den Planarien besteht indes insofern zu Recht, als dieser für zahlreiche Fraßtiere in Betracht kommt, aber durchaus nicht allerorts, da unsre Tiere sich nicht selten an pflanzenlosen Orten finden.

Über die Art der Fortbewegung finden sich ganz merkwürdige Anschauungen in der Literatur vor. Selbst wenn ich von O. SCHMIDTS Ansicht in BREHMS Tierleben (93, X. Bd. S. 199) absehe, der den Wimpern am ausgewachsenen Tier die Rolle von Bewegungsorganen zuspricht, so findet sich diese Meinung auch in neuester Zeit von VOIGT (04, S. 103) vertreten, und dieser Autor ist mit dem Engländer PEARL (03, S. 545) der Ansicht, daß sich die Tiere an den ausgeschiedenen Schleimbändern durch kräftige ventrale Wimperhaare vorwärtsrudern. Wie sich beide dies mechanisch vorstellen, ist mir unverständlich. Schon DUGÈS (28, p. 150) vergleicht das Kriechen der Planarien mit dem Gleiten der Schnecken, die Cilien hingegen dienen nach diesem Beobachter hauptsächlich der Hautatmung. CHICHKOFF (92, S. 451) hat gewiß das Richtige getroffen, wenn er nur den Cilien an jungen Tieren, deren Hautmuskelschlauch noch wenig entwickelt ist, die Rolle von Bewegungsorganen zuerteilt, denn späterhin wird der kräftige Hautmuskelschlauch zum wesentlichsten Lokomotionsorgan. Die Planarien schieben sich daher nach Art der Schnecken auf ihrem ausgeschiedenen Schleim an der Unterlage vorwärts, kriechen auch an dem Oberflächenhäutchen des Wassers umher und vermögen selbst an den von den verquollenen Rhabditen gebildeten Schleimfäden entlang das Wasser zu durchqueren, aber niemals frei zu schwimmen.

KENNELS (89) begründete Vermutung, daß *Plan. alpina* ein Relict aus der Eiszeit sei, erhoben die zahlreichen Angaben späterer Autoren, gestützt auf eingehende Studien über die geographische Verbreitung unsrer Art, zur Gewißheit. Fundorte unsrer Art finden sich in der Literatur massenhaft. ZSCHOKKE (00) und VOLZ (01) haben sie in übersichtlicher Weise zusammengestellt, so daß ich auf die Angaben der genannten Autoren verweisen kann. Ich selbst fand dieses Tier in verschiedenen Bächen und Quellen des Koralpenzuges von 700 bis 1400 m Höhe in der Weststeiermark, ferner in den Quellen und Bächen des Kleinalpenzuges, woselbst es in Kirchdorf-Pernegg a. Mur bis in das Murtal (483 m) die Bäche bewohnt, was ich in Übereinstimmung mit VOIGT (04) und THIENEMANN (06) dem Fehlen ihrer Konkurrenten

Polycelis cornuta und *Plan. gonocephala* zuschreiben will. In Graubündten traf ich *Plan. alpina* im Stalzersee (1808 m), Silvaplanersee (1794 m), Silsersee (1792 m) und deren Zuflüssen, bei Pontresina in Gletscherabflüssen der Abhänge des Piz Albris und Paun da Zücher (2500 bis 2700 m) in Gletscherbächen des Morteratschferners, im Veltlin, dann an der Stilfserjochstraße bis zur Franzenshöhe (2760 m); außerdem fand sich *Plan. alpina* in Material aus der Tatra und zwar von Stepas Béla (1000 m), Kohlbach (1200 und 1300 m), dann von einem 2000 m hoch gelegenen zugefrorenen See und von Schneewasser aus 2200 m Höhe; von 1200 m abwärts gesellt sich ihr *Plan. gonocephala* zu und vertritt sie in den unteren Bachläufen völlig.

Als centrales Verbreitungsgebiet unsrer Triclade sind höchstwahrscheinlich die Alpen anzusehen, und hier wurde sie überall in reicher Menge beobachtet; so bewohnt sie von den Seealpen an fast alle Gebirgsbäche, ja ihr Verbreitungsgebiet folgt im Osten dem Bogen der Karpathen bis nach Bulgarien, wo sie CHICHKOFF (03) am Berge Vitocha fand, und im Westen ist sie bis in die Pyrenäen (1350—2340 m Höhe) vorgerückt, wie BORELLI (05) kürzlich meldete. Gegen Norden bewohnt sie den fränkischen Jura, die Randgebirge Böhmens, selbst im Herzen Böhmens, so bei Chuchelbad bei Prag ist sie wiederholt angetroffen worden; auch hat sie das deutsche Mittelgebirge bis nördlich vom Harz besiedelt und ist in jüngster Zeit von THIENEMANN (06) auf Rügen und in Schweden nachgewiesen worden; ihr nordwestlichster, schon lange bekannter Fundort ist Irland.

Graz, im November 1906.

Literaturverzeichnis.

92. D. BERGENDAL, Einiges über den Uterus der Tricladen. Festschrift z. 70. Geburtstag R. LEUCKARTS. Leipzig 1892.

96. — Zur Parovariumfrage bei den Tricladen. Festschrift für Lilljeborg. Upsala 1896.

96*. — Studier ofver Turbellarier. II. Om byggnaden af Uteriporus Bgdl. etc. Kgl. Physiogr. Sällsk. i Lund Handl. Ny Foljd. Bd. VII. Lund 1896.

98. L. BÖHMIG, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertinen. Diese Zeitschrift Bd. LXIV. Leipzig 1898.

06. — Tricladienstudien I. *Tricladida maricola*. Diese Zeitschrift Bd. LXXXI. Leipzig 1906.

93. A. Borelli, Osservazioni sulla Planaria alpina (Dana) e catalogo dei Dendroceli d'aqua dolce trovati nell' Italia del Nord. Boll. Mus. Zool. ed Anat. comp. Torino. Tom. VIII. No. 137. Torino 1893.

05. — Sulla presenza della Planaria alpina et delle Polycelis cornuta nei Pirenei. Boll. Zool. ed Anat. comp. Torino 1905.

93. A. Brehm, Tierleben X. Bd. Niedere Tiere v. O. Schmidt. 3. A. Leipzig 1893.

92. G. Chichkoff, Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (Triclades). Arch. de Biologie. Tom. XII. Gand 1892.

03. — Sur une nouvelle espèce du genre Phagocata Leidy. Arch. Zool. expér. 4me sér. Tom. I. Paris 1903.

00. W. C. Curtis, On the Reproductive System of *Planaria simplicissima*, a new species. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XIII. Jena 1900.

28. A. Dugès, Recherches sur l'organisation et les moeurs des Planariées. Annales des Sciences naturelles. 1. sér. Tom. XV. Paris 1828.

95. F. W. Gamble, The Turbellaria of Plymouth Sound and the Neighbourhood. Journ. Marine Biol. Assoc. Tom. III. (N. S.) 1893—95. Plymouth 1895.

99. L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. II. *Tricladida terricola* (Landplanarien). Leipzig 1899.

01. Haacke-Kuhnert, Das Tierleben der Erde. Bd. I. Berlin 1901.

97. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. LXII. Leipzig 1897.

84. J. Ijima, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocoelen (Tricladen). Diese Zeitschrift. Bd. XL. Leipzig 1884.

87. — Über einige Tricladen Europas. Journ. Coll. of Sc. Imp. Univ. Japan. Tom. I. Tokyo 1887.

97. R. Jander, Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. X. Jena 1897.

04. E. Mattiesen, Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocoelen. Diese Zeitschr. Bd. LXXVII. Leipzig 1904.

96. R. Monti, Sul sistema nervoso dei dendrocoeli d'aqua dolce. Nota prima. Boll. scient. Pavia No. 2—3. Anno 1896. Pavia 1897.

98. — Osservazioni ad alcune rezensioni al mio lavoro »Sul sistema nervoso dei dendrocoeli d'aqua dolce«. Boll. scient. Pavia No. 1. Anno 1898.

00. — Nuove ricerche sul sistema nervoso delle Planarie.

00. — Nota seconda. Letta al Congresso dell' Unione Zoologica in Bologna 1900). Monit. Zool. Ital. Anno XI. Firenze 1900.

04. A. Mrázek, Über eine neue polypharyngeale Planarienart aus Montenegro (*Plan. montenegrina* n. sp.). Sitzb. böhm. Ges. d. Wiss. Mathem.-naturw. Cl. 1903. Prag 1904.

57. M. Schultze in Carus Icones zootomicae.

01. H. Stitz, Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren. Zool. Jahrb. Abteil. f. Anat. u. Ont. d. Tiere. Heft III. Jena 1901.

05. F. Stoppenbrink, Der Einfluß herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricladen. Diese Zeitschrift. Bd. LXXIX. Leipzig 1905.

89. F. Vejdovský, O novém rodu planarii (*Microplana humicola* nov. gen. n. sp.). Sitzb. Ges. Wiss. Prag 1889.

95. — Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. (Zugleich ein Beitrag der Turbellarienfauna Böhmens.) II. Diese Zeitschr. Bd. LX. Leipzig 1895.

91. W. Voigt, *Planaria alpina* Dana bei Bonn. Verh. naturh. Ver. 48. Jhg. Bonn 1891.

94. — Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Turbellarien. Biol. Centralbl. Bd. XIV. Leipzig 1894.

95. — *Planaria gonocephala* als Eindringling in das Verbreitungsgebiet von *Planaria alpina* und *Polycelis cornuta*. Zool. Jahrb. Abt. f. System. Bd. VIII. Jena 1895.

95. — Über Tiere, die sich vermutlich aus der Eiszeit her in unseren Bächen erhalten haben. Verh. naturh. Ver. preuß. Rheinl. etc. 52. Jhg. Bonn 1895.

96. — Die Einwanderung der Planariden in unsere Gebirgsbäche. Verh. naturh. Ver. preuß. Rheinl. etc. 53. Jhg. Bonn 1896.

99. — Künstlich hervorgerufene Neubildung von Körperteilen bei Strudelwürmern. Sitzber. Niederrhein. Ges. f. Naturf. u. Heilkunde zu Bonn. 1899.

01. — Die Ursachen des Aussterbens von *Planaria alpina* im Hundsrückgebirge und von *Polycelis cornuta* im Taunus. Verh. Naturh. Ver. d. preuß. Rheinl. 58. Jhg. Bonn 1901 (1902).

03. — Überreste der Eiszeitfauna in mittelrheinischen Gebirgsbächen. Verh. des 14. deutsch. Geographentages zu Köln. Berlin 1903.

04. — Über die Wanderungen der Strudelwürmer in unseren Gebirgsbächen. Verhandl. des naturh. Ver. d. preuß. Rheinlande etc. 61. Jhg. 1904.

01. W. Volz, Contributions à l'études de la faune turbellarienne de la Suisse. Rev. Suisse Zool. Tom. 9. 1901.

01. J. Wenig, Přispevsky k anatomii některých orgánu planarii sladkovodnich. Věstn. k. č. spol. nauk. č. IX. Prag 1901.

04. J. Wilhelmi, Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung und Biologie der Süßwassertricladen. Zool. Anz. Bd. XXVII. Leipzig 1904.

04. — Über die Excretionsorgane der Süßwassertricladen. Zool. Anz. Bd. XXVIII. Nr. 7. Leipzig 1904.

06. — Untersuchungen über die Excretionsorgane der Süßwassertricladen. Diese Zeitschr. Bd. LXXX. Leipzig 1906.

00. F. Zschokke, Die Tierwelt der Hochgebirgsseen. Zürich 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

α, vordere Längsnerven;
αu, Ursprung der vorderen Längsnerven;
atg, Atrium genitale;
au, Augen;
b′, Faserbündel *b′*;
bm, Basalmembran;
cd^1, vordere oder dors. Gehirncommissur;
cm^2, mittlere Gehirncommissur;
cmv, Commissuren der Markstämme;
cv^3, ventrale oder hintere Gehirncommissur;
Da, Darm;
dad, Darmdivertikel;
dau, unpaarer, vorderer Darmast:

dcv, gemeinsamer Gang der Vasa deferentia;
dig, Diagonalmuskelfasern;
dNp, dorsaler Nervenplexus;
drdd, Schalendrüsen;
drddg, Schalendrüsengang;
dstz, Dotterstockzellen;
e, Faserbündel *e*;
ε^1, vordere Faserkreuzung;
ε^2, hintere Faserkreuzung;
ep, Epithel;
epb, Epithel des Penisbeutels;
epp, äußeres Penisepithel;
erds, erythrophiles Drüsensecret;
exd, dorsaler Excretionskanal;
exdl, dorsolateraler oder äußerer dorsaler Excretionskanal;
exdlk, dorsolateraler Excretionsknäuel;
exdm, dorsomedialer oder innerer dorsaler Excretionskanal;
exdmk, dorsomedialer Excretionsknäuel;
exkv, Verbindungskanal der Excretionsgefäße;
expd, dorsaler Excretionsporus;
expdl, dorsolateraler Excretionsporus;
expdm, dorsomedialer Excretionsporus;
expk, Excretionsporenkanal;
exvl, ventrolateraler oder äußerer ventraler Excretionskanal;
exvlk, ventrolateraler Excretionsknäuel;
exvlp, ventrolateraler Excretionsporus;
exvm, ventromedialer oder innerer ventraler Excretionskanal;
exvmk, ventromedialer Excretionsknäuel;
exvmp, ventromedialer Excretionsporus;
F, Ganglienzellgruppe *F*;
f, Faserzug der Ganglienzellgruppe *F*;
fa, Faltenbildung der fibrillären Schicht;
fg, fibrilläres Gewebe;
kldr, Klebdrüsen, Kantendrüsen;
klz, Klebzellen;
kök, Körnerkolben;
kp, Excretionskapillaren;
kz, verstreute Keimzellen;
lm, Längsmuskeln;
lm^1, äußere Längsmuskelfasern d. Penis;
lm^2, innere Längsmuskelfasern d. Penis;
lma, äußere Längsmuskeln;
lmi, innere Längsmuskeln;
m, Muskelfasern;
mdv, Dorsoventralmuskeln;
msph, Musc. sphincter;
mk, Myoblast;
mk^1, äußere Muskelkerne;
mk^2, innere Muskelkerne;
mu, Mundöffnung;
N I—N VIII, paarige Gehirnnerven;
Ncd^1—*Ncd*^{3}, erster bis dritter Dorsalnerv;
Ncl^1—*Ncl*^{3}, erster bis dritter Lateralnerv;
Nld, dorsaler Längsnerv;
Nlv, ventraler Längsnerv oder Markstrang;
Nm, Randnerv, Ringnerv;
Nmp, Randnervenplexus;
Nopt, Nervus opticus;
npsl, Lateralnerven der Markstämme;
olm, schräge Longitudinalmuskeln;
otm, schräg transversal verlaufende Muskelfasern;
ov, Keimstock;
ovd, Oviduct;
pdr, Penisdrüsen;
pg, Porus genitalis;
phdr, Pharyngealdrüsen;
pig, Pigment;
rdm, Radiärmuskeln des Penis;
rlm, radiär gestellte Längsmuskelplatten des Penisbeutels;
rm, Ringmuskeln;
rm^1, äußere Ringmuskeln des Penis;
rm^2, innere Ringmuskeln des Penis;
rmk, Ringmuskelkreuzung;
rs, Receptaculum seminis;
rsg, Gang des Receptaculum seminis;
sg, Sinnesgrübchen;
si, Substanzinsel, Insel;
snl, Seitensinnesnerv;
snl^1-*snl*^{3}, Gehirn-Seitensinnesnerven;
sphf, Sphincterfalte, Penisscheide;
stz, Stäbchenbildungszellen;
T, Tentakel;
te, Hoden;
V, Ganglienzellengruppe *V*;

v, Faserzug der Ganglienzellen *V*;
vd, Vas deferens;
Y, Ganglienzellengruppe *Y*;
y, Faserzug der Ganglienzellengruppe *Y*.

Tafel XXI.

Fig. 1. *Planaria alpina*. 3,5/1.

Fig. 2. *Planaria alpina*. 4,4/1.

Fig. 3. *Planaria alpina*. 5,4/1.

Fig. 4. *Planaria alpina*. Gehirnschema 55/1.

Fig. 5. *Planaria polychroa*. Gehirnschema 60/1.

Fig. 6. *Planaria alpina*. Längsschnitt durch das Gehirn. Sublimat; Hämatoxylin-Eosin. Zeiss Apochr. Obj. 16 mm. Comp. Oc. 12. 187/1.

Fig. 7. *Planaria alpina*. Längsschnitt durch das Gehirn, aber mehr lateral als in Fig. 6. Sublimat; Hämatoxylin-Eosin. Zeiss Apochr. Obj. 4. Comp. Oc. 4. 250/1.

Tafel XXII.

Fig. 8. *Planaria alpina*. Gehirnquerschnitt auf der Höhe der ersten Commissur. Sublimat; Hämatoxylin-Eosin. Apochr.-Obj. 16, Comp.-Oc. 12. 187/1.

Fig. 9. *Planaria alpina*. Gehirnquerschnitt hinter der ersten Commissur. Sublimat; Hämatoxylin-Eosin. Apochr.-Obj. 16. Comp.-Oc. 8. 125/1.

Fig. 10. *Planaria alpina*. Gehirnquerschnitt auf der Höhe der 3. Commissur. Sublimat; Hämatoxylin-Eosin. Apochr.-Obj. 16 mm. Comp.-Oc. 12. 187/1.

Fig. 11. *Planaria alpina*. Seitliche Partie eines Querschnittes durch die mittlere Pharyngealgegend. Sublimat; Hämatoxylin-Eosin. Apoch.-Obj. 16. Comp.-Oc. 12. 187/1.

Fig. 12. *Planaria alpina*. Querschnitt durch den dorsalen Körperrand in der Gegend vor dem Pharynx. Sublimat; Hämatoxylin-Eosin. Apochr.-Obj. 16. Comp.-Oc. 12. 187/1.

Fig. 13. *Planaria alpina*. Querschnitt durch die dorsomediale Partie hinter der Geschlechtsöffnung. Sublimat; Hämatoxylin-Eosin. Apochr.-Obj. 16 mm. Comp.-Oc. 12. 187/1.

Fig. 14. *Planaria polychroa*. Querschnitt durch die linke ventrale Randpartie. Sublimat; Hämatoxylin-Eosin. Apochr.-Obj. 16 mm. Comp.-Oc. 12. 187/1.

Fig. 15. *Planaria polychroa*. Dorsale Randpartie im Querschnitt. Sublimat; Hämatoxylin-Eosin. Apochr.-Obj. 16. Comp.-Oc. 12. 187/1.

Fig. 16. *Planaria polychroa*. Rechte dorsale Randpartie im Querschnitt. Sublimat; Hämatoxylin-Eosin. Apochr.-Obj. 16. Comp.-Oc. 12. 187/1.

Tafel XXIII.

Fig. 17. *Polycelis cornuta*. Linksseitiger Querschnitt in der Pharyngealregion. Sublimat; Hämatoxylin-Eosin. Apochr.-Obj. 16 mm. Comp.-Oc. 12. 187/1.

Fig. 18. *Planaria alpina*. Schema des Copulationsapparates. 83/1.

Fig. 19. *Planaria alpina*. Teilquerschnitt durch Penis und Penisbeutel. Sublimat; Hämatoxylin-Eosin. Apochr.-Obj. 4 mm. Comp.-Oc. 4. 250/1.

Fig. 20. *Planaria alpina*. Teil eines Längsschnittes durch den Penisbeutel. Sublimat; Hämatoxylin-van Gieson. 172/1.

Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels

von

Bernhard Dürken.

Mit Tafel XXIV—XXVI und 30 Figuren im Text.

I. Einführung in das Thema.

Vorliegende Untersuchung wurde veranlaßt durch die immer noch nicht vollständig beantwortete Frage nach dem morphologischen Werte des Insektenflügels. Die letzte hierauf bezügliche Abhandlung ist veröffentlicht von Fr. Voss (1905). Der Verfasser spricht sich für die tergale Natur des Flügels aus. Er wird zu dieser Ansicht geführt durch morphologische Betrachtung der Muskulatur (S. 475 f.). Dadurch wird jedoch noch nicht völlig die gegenteilige Ansicht, der Flügel sei pleurale Bildung und als solche den Tracheenkiemen der Ephemeriden homolog zu setzen — die pleurale Natur der Tracheenkiemen vorausgesetzt —, zurückgewiesen, da u. a. namentlich, wie Verfasser mehrfach betont, eine exakte und von morphologischen Gesichtspunkten ausgehende Beschreibung der Kiemenmuskulatur der Ephemeriden fehlt (S. 479 f.). Hier setzt meine Untersuchung ein.

Auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Geheimrat Ehlers, unternahm ich es, die Tracheenkiemen-Muskulatur der Ephemeriden einer näheren Bearbeitung zu unterziehen.

Der Zweck der Arbeit ist ein doppelter: einerseits die Tracheenkiemen-Muskulatur zu beschreiben und eine morphologische Deutung derselben und damit der Tracheenkiemen zu gewinnen, anderseits die Beziehungen der Kiemenmuskeln zu den Flügelmuskeln festzustellen und so das Verhältnis von Flügel und Tracheenkieme zu klären.

Naturgemäß bedingt die Beantwortung der ersten Frage eine

Untersuchung der gesamten Abdominal-Muskulatur der Ephemeriden, und zwar, um Vergleichsmaterial zu gewinnen, bei verschiedenen Formen; ferner mußten, um der zweiten Frage gerecht zu werden, alle Thoracalmuskeln in Betracht gezogen werden. Inwieweit Ausnahmen davon gerechtfertigt erschienen und daher auch tatsächlich gemacht wurden, wird sich weiter unten ergeben.

Um eine genaue Beschreibung der Muskulatur zu ermöglichen, mußte eine — wenn auch nur kurze — Schilderung der Skeletverhältnisse voraufgehen.

Zugleich hatte ich Gelegenheit, naheliegende Fragen, wie nach der Beschaffenheit des Chitins, den Stigmen bei Nymphe und Imago, einigen histologischen Eigenschaften der Muskeln, wenigstens kurz zu streifen.

Bei der anatomischen Beschreibung war ich bestrebt, jede Deutung eines Muskels, sowie Vergleiche und Hinweise auf die Literatur zu vermeiden, vielmehr nur den einfachen, anatomischen Tatbestand zu geben, und zwar unabhängig von einander bei zwei verschiedenen Formen, um in einem besonderen Abschnitte eine zusammenhängende und darum übersichtlichere morphologische Darstellung anfügen zu können.

Herrn Geheimrat Ehlers, der mir nicht nur die Anregung zu dieser Arbeit gab, sondern dieselbe auch durch manche wertvolle Ratschläge förderte, fühle ich mich zum größten Danke verpflichtet, dem ich auch an dieser Stelle Ausdruck verleihen möchte.

II. Literatur.

Um den jetzigen Stand der Frage nach der Morphologie des Insektenflügels zu erläutern, lasse ich die hauptsächlichsten Arbeiten, welche sich mehr oder weniger eingehend mit diesem Gegenstande beschäftigen, hier folgen. Die meisten derselben entbehren der exakten Begründung und besitzen nur historisches Interesse (vgl. Voss, 1905, S. 479).

Latreille (1820) setzt die Flügel den Beinen gleich; Oken (1831) hält sie für umgebildete Kiemen; Lacordaire (1834) erklärt die Flügel für Organe sui generis und meint, der Streit um ihre Morphologie sei zu unwichtig. Nach Leuckart (1848) sind die Flügel Wiederholungen der Beine auf der Rückenfläche; Owen (1848) hält sie wiederum für Kiemen. Carus und Gerstäcker (1863) betrachten die Flügel als Gliedmaßen, welche vom Rücken entspringen; Weismann (1866) setzt sie den Abdominalanhängen gleich. GANIN (1869) schreibt den Flügeln ursprünglich respiratorische Bedeutung zu. Ganz bestimmt vertritt GEGENBAUR (1878, erste Aufl. 1870) den Standpunkt, die Flügel seien den Tracheenkiemen der Ephemeriden homolog; der gleichen Ansicht treten LANDOIS (1871) und LUBBOCK (1873) bei, besonders entschieden letzterer; dabei erklärt sich dieser für dorsale Natur der Tracheenkiemen. PLATEAU (1871, 1873) sucht die Anschauung zu entwickeln, der Flügel sei ein stark modifiziertes Stigma. GRABER (1875) sieht in den Flugorganen seitliche Dorsalausstülpungen des Thorax, welche zumal bei Heuschrecken und Termiten sämtlichen drei Ringen zukommen. Zum ersten Male in exakter Weise erläutert F. MÜLLER (1875) die Auffassung, daß die Flügel rein tergaler Natur sind; er begründet seine Ansicht durch Untersuchungen an Termiten. Im Gegensatz dazu betont P. MAYER (1876), daß die Flügel nicht rein dorsal, also homodynam den Antennen sind, sondern seitliche Ausstülpungen der Körperwandung. HUXLEY (1877) hält die Flügel für laterale Erweiterungen der tergalen Region. PALMÉN (1877) schreibt dem Flügel pleurale Natur zu und bringt ihn in Zusammenhang mit den Tracheenkiemen. Der Auffassung GEGENBAURS schloß sich ebenfalls ADOLPH (1879, 1881) an. Nach HOFMANN (1879) sind vielleicht die Flügel bei Landhexapoden entstanden aus Ausstülpungen der Brustrückenplatten (Calotermes), oder sie sind bei im Wasser lebenden Urinsekten aus einer Umwandlung der Tracheenkiemen hervorgegangen (illustriert durch *Cloëon*), wobei es freilich nicht unwahrscheinlich ist, daß auch diese letzteren ursprünglich aus derselben Quelle stammen, d. h. wie die Flügel der Landinsekten aus jenen fixen blattartigen Ausstülpungen unbekannten Ursprungs sich hervorgebildet haben. Flügel und Tracheenkiemen sind dorsale Gebilde. DOHRN (1881) bringt die Flügel in Zusammenhang mit dorsalen Kiemen, welche er den Elytren der Anneliden gleichsetzt. PANCRITIUS (1884) tritt der Anschauung von F. MÜLLER bei, daß die Flügel rein tergale Bildungen sind. BRAUER erklärt (1885) die Flügel zwar für homolog mit dorsalen Tracheenkiemen der Ephemeriden und den dorsalen Ausstülpungen am Hinterleib der Cicaden, aber diese Ausstülpungen können nach ihm nicht auf die dorsalen Ausstülpungen gewisser Gliederwürmer zurückgeführt werden. CHOLODKOWSKY (1886) läßt die Flügel hervorgehen aus dorsalen Körperanhängen, welche ursprünglich wahrscheinlich der Atemfunktion dienten; beim Übergang einiger Formen ins Wasser entwickelten sich diese Anhänge weiter zu Tracheenkiemen. Die Flügel sind zugleich homolog den Prothoracalanhängen der Schmetterlinge

(1887). Nach Haase (1886) sind als Homologa der Flügel Duplicaturen der Rückenplatten von *Machilis* und »Zahnfortsätze« von *Lithobius* anzusprechen. Redtenbacher (1886) wiederum meint, daß die Flügel den Tracheenkiemen der Ephemeridenlarven gleichwertig seien, dürfe keinem Zweifel unterliegen, es sei aber noch fraglich, ob sie davon abstammen, denn es könne auch gerade umgekehrt sein; wahrscheinlich dienten sie ursprünglich als Fallschirme. Auch Grassi (1888) betrachtet die Flügel als selbständig gewordene Faltenbildungen am Rande der Tergalplatten. Verson (1890) hält die Flügel phylogenetisch für Respirationsorgane. Korschelt und Heider (1891) erblicken in ihnen tergale Fallschirmvorrichtungen (mit Grassi). Simroth (1891) neigt der Auffassung zu, die Flügel von dorsalen Tracheenkiemen der Wasserinsekten abzuleiten. Zacharias (1892) weist die Bildung der Flügel aus Tracheenkiemen zurück; Wasserinsekten sind nach ihm Rückwanderer. Heymons (1896 [1—3], 1899) vertritt rein tergale Natur des Flügels; derselbe ist ein Fortsatz des dorsalen Tergits. Jaworowski (1896) erklärte ursprünglich den Flügel homolog den Tracheenkiemen der Ephemeriden, ließ aber diese Ansicht unter Einfluß einer Arbeit von Heymons (1896 [1]) fallen und führte (1897) Flügel und Extremitäten (Beine) auf gleichen Ursprung zurück; nämlich auf »lungenähnliche« Hauteinsenkungen. Comstock und Needham (1899) halten die Flügel für Fortsätze des Tergits, Lammeere (1900) führt die Flügel zurück auf Fallschirme bei einem terrestrischen Apteron. Nach Enderlein (1902) haben die ältesten Hexapoden die Flügel bei einem zweifellos sehr hohen Wassergehalt der Luft als Kiemen benutzt; die Frage, ob sie den Tracheenkiemen gewisser Insektenlarven entsprechen, will der Verfasser damit nicht berühren. Tower (1903) tritt für rein pleurale Natur der Flügel ein und sucht sie auf Derivate von Stigmen zurückzuführen. Endlich macht die Arbeit von Voss (1905) die rein tergale Natur des Flügels sehr wahrscheinlich (S. 475 f.). Zum ersten Male und mit gutem Erfolge ist hier vom Verfasser die unumgängliche morphologische Darlegung der Muskulatur benutzt, um über die Morphologie von Teilen des Chitinskeletes ins Klare zu kommen. Die Flügel sind nach dieser exakten Untersuchung als Ausstülpungen am Rande des Meta- bzw. Mesonotum anzusehen; sie können den Tracheenkiemen der Ephemeriden nur homolog sein, wenn die Tracheenkiemen ebenfalls tergaler Natur sind; um das zu entscheiden, fehlte bis dahin jede einigermaßen genaue Untersuchung der Muskulatur dieser Gebilde. Frühere Arbeiten sind von Voss besprochen, bzw. ist dafür auf Abhandlungen andrer Autoren verwiesen, so daß ein gewisser Abschluß der Streitfrage erreicht ist; zur völligen Beantwortung fehlt nur noch die Entwicklungsgeschichte von *Gryllus* und die Kenntnis von der Muskulatur der Tracheenkiemen. Die Bearbeitung der Entwicklung der Hausgrille, welche als Bestätigung der durch Vergleich erschlossenen Verhältnisse erforderlich erscheint, hat Voss sich selbst vorbehalten.

Über Ephemeriden ist verhältnismäßig wenig gearbeitet worden. Nur die systematische Seite dieser Familie hat eine eingehendere Berücksichtigung erfahren. Es sind hier vor allem zu nennen: Pictet (1843—45), Eaton (1888), Schiller (1890). Zur Bestimmung der Namen ist ferner empfehlenswert Tümpel (1901). Betreffend Entwicklungsgeschichte (Embryonalentwicklung), Anatomie und Morphologie sind ferner folgende Untersuchungen von Interesse, welche sich teils ausschließlich mit Ephemeriden beschäftigen, teils nur im Rahmen einer auf andre Objekte Bezug nehmenden Abhandlung Bemerkungen über die in Rede stehende Gruppe enthalten, ebenso wie viele der über die Morphologie des Flügels angeführten Schriften: Swammerdam (1675), Burmeister (1832), Aubert (1853), Lubbock (1863—66, 1873), Joly (1872, 1876), Vayssière (1878, 1880 [1-2], 1882), Zimmermann (1880), Hagen (1881), Brauer (1882), Fritze (1887), Dewitz (1890, 1891), Heymons (1896 [1], 1899), Verhoeff (1897); zum Vergleich herangezogen wurden die Schriften: Rathke (1860), Reinhard (1865), Lendenfeld (1881), Roux (1883), Streiff (1906), Handlirsch (1906).

III. Material und Technik.

Das Material für die vorliegende Untersuchung wurde von mir im Sommer und Herbst des Jahres 1905 in der Umgebung von Göttingen und Osnabrück gesammelt.

Je nach der Lebensweise und dem Vorkommen der einzelnen Gattungen fischte ich die Nymphen mit einem mäßig feinmaschigen Netze, oder ich suchte die Unterseite von Steinen, Holzstücken und dergleichen Dingen, die im Wasser lagen, nach Ephemeridenlarven ab; dabei ist es zu empfehlen, die Steine usw. schnell aus dem Wasser herauszuheben und zum Abnehmen der Tiere einen weichen Pinsel zu benutzen.

Zur Bestimmung der Namen der einzelnen Genera bzw. Species benutzte ich Tümpel (1901) und Eaton (1888). In letzterer, umfangreicher Arbeit leisten die zahlreichen und guten Abbildungen beim

Bestimmen namentlich der Larven oder Nymphen die besten Dienste. Gute Abbildungen von Imagines (koloriert) finden sich bei PICTET (1843—45), allerdings mit veralteter Nomenclatur. Bei Nymphen gelang es nur selten, die Species zu bestimmen; dies erwies sich allerdings auch als überflüssig, zumal die Ephemeriden schon sehr weit in einzelne Genera zerspalten sind; dagegen wurde es zuweilen möglich, durch Aufzucht im Aquarium mit Hilfe der Imago die Art festzustellen.

An Nymphen sammelte ich in mehr oder weniger zahlreichen Exemplaren des verschiedensten Alters die Gattungen *Oligoneuria*, *Habrophlebia*, *Ephemerella*, *Baëtis*, *Centroptilum*, *Cloëon*, *Chirotenetes*, *Rhithrogena* und *Ecdyurus*. Davon wurden fast ausschließlich mit dem Netze gefangen *Centroptilum*, *Baëtis* und *Cloëon*. Imagines wurden von folgenden Genera bzw. Species erbeutet: *Centroptilum* (*luteolum* und *tenellum*); *Habrophlebia* (*fusca*); *Cloëon* (*dipterum* und *simile*); *Ecdyurus* (*venosus* und *lateralis*); *Baëtis* (*binoculatus*); *Ephemerella* (*ignita*); *Ephemera* (*danica*).

Wie schon erwähnt, machte ich Versuche, Ephemeridenlarven im Aquarium aufzuziehen, um einerseits die Arten bestimmen, anderseits die Tiere auch jederzeit lebend beobachten zu können. Jedoch war der Erfolg gering. Allerdings schlüpfte eine Reihe Imagines bzw. Subimagines aus, so daß der erste Zweck einigermaßen erreicht wurde, aber es gelang mir nicht, die Nymphen längere Zeit am Leben zu erhalten. Eingesetzt wurden zu wiederholten Malen namentlich Larven von den Gattungen *Ephemerella*, *Baëtis*, *Ecdyurus* und *Habrophlebia*, stets in großer Anzahl. Das Aquarium war nach Möglichkeit den Lebensverhältnissen der Tiere angepaßt. Trotzdem trat stets einige Tage nach Neubesetzung eine große Sterblichkeit unter den Larven auf, deren Ursache mir nicht recht klar geworden ist. Nahrungsmangel scheint der Grund nicht gewesen zu sein; allerdings schlugen Fütterungsversuche mit kleinen, zerschnittenen Regenwürmern, womit man in ähnlichen Fällen öfters gute Resultate erzielt, fehl, aber Nymphen von *Cloëon dipterum*, die ich nur in Teichen fand, hielten sich in einem Gefäß mit stehendem Wasser den ganzen Winter hindurch, obwohl die Ernährungsbedingungen offenbar nicht günstiger waren als die in dem Aquarium. Vielleicht hat der Wasserwechsel den Tod der Tiere herbeigeführt.

Da der Transport der lebenden Nymphen wegen ihrer Empfindlichkeit sehr große Schwierigkeiten bereitet, wurden die Tiere in der Regel am Fangorte in 80%igem Alkohol abgetötet und in Alkohol oder schwacher Formollösung aufbewahrt. Das Absterben in Alkohol erfolgt auffallend rasch. Für die anatomische Untersuchung erwies sich diese einfache Konservierungsmethode als vollständig ausreichend; aber auch für einige histologische Beobachtungen, zu denen im Gange der Untersuchung sich Gelegenheit bot, waren die so getöteten Tiere nicht unbrauchbar, zumal stets frisches Material verarbeitet wurde und ein näheres Eingehen auf die Histologie nicht zu erfolgen brauchte.

Die Untersuchungen wurden begonnen mit Beobachtungen des lebenden Objektes, um namentlich über die Bewegungsart der Tracheenkiemen Klarheit zu gewinnen.

Um die Skeletverhältnisse studieren zu können, wurde durch Macerieren in schwacher (15—20%iger) kalter Kalilauge von den in der Medianebene halbierten Tieren Chitinpräparate hergestellt. Dabei ist große Vorsicht geboten; namentlich ist Kochen in der Lauge zu vermeiden; auch unterlasse man tunlichst Schütteln oder Anfassen mit Pincetten usw.; die Objekte müssen nach Umständen bis zu vierzehn Tagen in der Lauge belassen werden. Nach sorgfältigem Auswaschen wurden die Chitinskelete gefärbt und in Kanadabalsam eingeschlossen, wobei das Deckglas derartig gestützt wurde, daß die Objekte ihre natürliche Form nicht veränderten. Derartige Präparate sind oft zur Untersuchung mit der binoculären Lupe vorzüglich geeignet. Vom Abdomen brauchbare Chitinskelete herzustellen, gelang mir nur bei Nymphen, da bei den Imagines wegen der großen Zartheit des Chitins das Abdomen stets collabiert, so daß eine Untersuchung nur sehr mangelhaft ausgeführt werden kann.

Für die Untersuchung der Muskulatur verwandte ich Halbpräparate des ganzen Objektes (Nymphe und Imago), die nach Anwendung von Färbmitteln in Kanadabalsam eingeschlossen wurden. Bei Nymphen erzielte ich damit keine besonders guten Resultate, da bei Entfernung des immer stark gefüllten Darmes und des Fettkörpers wegen Kleinheit der Objekte große Zerstörungen unvermeidlich sind. Männliche Imagines lieferten wenigstens vom Thorax zwar bessere Präparate, doch sind daran auch im besten Falle nur die gröbsten Muskelzüge festzustellen. Daher wurde der Verlauf aller, auch der großen Muskeln, nach der Schnittmethode verfolgt. Für den Thorax sind dabei zu empfehlen Frontal- und Querschnitte, für das Abdomen außerdem Sagittalschnitte. Gute Schnitte zu erhalten ist nicht leicht, fast ausgeschlossen sind sie bei weiblichen Tieren, da die große Anzahl der harten Eier, welche bei der Imago und älteren Nymphen jeden Hohlraum des ganzen Körpers dicht ausfüllen, welche sogar zwischen die Muskeln des Thorax gedrängt werden, beim Mikrotomieren die größten Hindernisse verursachen. Auch machte ich die Erfahrung, daß in allen

Fällen Längsschnitte besser gelingen als Querschnitte. Endlich diente eine Rekonstruktion des Meso- und Metathorax in einem Plattenmodelle nach Frontalschnitten zur Prüfung von Einzelheiten und namentlich zur genauen Feststellung der Muskelansätze. Die verdickten Chitinplatten des Skeletes wurden auf der Kante der einzelnen Kartonplatten mit schwarzer Farbe hervorgehoben, während die Häute weiß blieben. Auf allen Platten wurden die entsprechenden Muskelschnitte eingezeichnet und durchgehend nummeriert. So erhält man nicht nur eine genaue Vorstellung von den Skeletverhältnissen, sondern kann auch, wenn man die einzelnen Platten nur mittelst eines gerade durchgehenden, kräftigen Drahtes in ihrer gegenseitigen Lage fixiert, an jeder Stelle des Modells die Anordnung der Muskulatur beobachten.

Als Färbemittel benutzte ich bei Ganzpräparaten für Chitin und Muskulatur Pikrinsäure, die allerdings dünnes und dickes Chitin ziemlich gleichmäßig färbt; ferner für Chitinpräparate Eosin und Triacidgemisch nach EHRLICH, wovon namentlich letzteres unter Umständen gute Resultate liefert. Schnitte wurden gefärbt mit Hämatoxylin-Pikrinsäure, Hämatoxylin-Eosin und Triacidgemisch (EHRLICH). Zur anatomischen Untersuchung ist mäßige Überfärbung der Schnitte eher ein Vorteil als ein Nachteil.

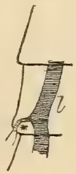
IV. Anatomische Untersuchung.

Bevor ich an die anatomische Untersuchung ging, suchte ich mich durch Beobachtung am lebenden Objekte über die Bewegungsweise der Tracheenkiemen zu unterrichten, da die Art und Weise derselben für die Beurteilung der Wirkungsweise ihrer Muskeln und ihres Gelenkes naturgemäß von Bedeutung ist. In der Literatur finden sich über die aktive Beweglichkeit nur wenige Angaben. Ich kam zu folgendem Ergebnis.

An der Larve bzw. Nymphe bemerkt man zweierlei Arten von Bewegungen: Schwimmbewegungen und Atembewegungen. Jene werden ausgeführt durch kräftiges Auf- und Abschlagen des Abdomens, das eine wirksame Unterstützung findet in dem Mitschwingen der langen Schwanzborsten. Die Tracheenkiemen spielen als Bewegungsorgane kaum eine Rolle, wie schon von GEGENBAUR (1878, S. 262), ADOLPH (1879, S. 15) und EATON (1888, S. 15) im Gegensatz zu andern (z. B. SCHILLER, 1890, S. 45) betont wird. Sie betätigen sich allerdings bei den frei lebenden Formen in ruhigem Wasser als eine Art Fallschirm; die Schwanzborsten funktionieren in gleicher Weise. Beim Schwimmen überschlagen sich die Larven häufig. Bei den Atembewegungen hat man zweierlei zu unterscheiden, Bewegungen der Tracheenkiemen und Bewegungen des Enddarmes zwecks Wasseraufnahme; physiologisch ist die Darmatmung jedenfalls ebenso wichtig als die sonstige Sauerstoffaufnahme.

Die Kiemen werden durchaus nicht so bewegt wie Adolph (1879, S. 15) angibt, mit einem Ruck nach hinten, sondern sie werden periodisch von dem ruhenden oder sich fortbewegenden Tiere in schnellen, schwirrenden Schwingungen erhalten; eine Fortbewegung infolge dieser vibrierenden Tätigkeit der Kiemen habe ich niemals beobachtet. Das letzte Kiemenpaar (am siebenten Abdominalsegment) bleibt bei einigen Formen (*Cloëon*) in Ruhe, keineswegs gilt das jedoch von allen Gattungen, wie das aus der Darstellung von Schiller (1890, S. 45) hervorgehen könnte; ich fand Ruhe des letzten Kiemenpaares während der Bewegung der andern nur bei *Cloëon*. Es ist zu empfehlen, bei der Beobachtung der Nymphe die Beine abzuschneiden, damit sie sich ruhiger verhält. Legt man das Tier auf den Rücken, so kann man bei manchen Formen die Tätigkeit der Kiemenmuskeln direkt wahrnehmen, wenn auch eine Unterscheidung einzelner, bestimmter Muskelzüge nicht möglich ist.

Die Kiemen werden von der großen lateralen Längstrachee, welche jederseits den ganzen Körper durchzieht, mit einer starken Trachee versorgt. Diese zweigt an der Außenseite des Längsstammes fast rechtwinkelig ab, biegt nach einer kurzen Strecke in einem stumpfen, fast rechten Winkel nach hinten um und geht etwas dorsalwärts ansteigend in die Kieme (Textfig. 1). Bei jeder ventralwärts gerichteten Bewegung der Kieme erhält diese Trachee in dem stumpfen Knie eine deutliche, mehr oder weniger kräftige Biegung, so daß der von diesem Knie eingeschlossene Winkel sich verkleinert.



Textfig. 1.
Schematische Ansicht der Kiementrachee von der Bauchseite. Vergr. etwa 10. Bei * die Biegungsstelle der Trachee; *l* Längstrachee.

Die wichtigste Funktion der Kiemen ist offenbar, einen Strom frischen Wassers am Körper entlang zu führen (siehe auch Lubbock, 1866, S. 482), da jedenfalls auch Hautatmung stattfindet (vgl. Dewitz, 1890); daneben dienen sie selbst als Respirationsorgane.

Auch die Schwanzborsten wirken wohl respiratorisch (Zimmermann, 1880)[1].

---

[1] Bei Rückenlage fällt an der Nymphe bzw. Larve vor allem noch die Darmatmung auf (Dewitz, 1890, S. 525 f.). Der Enddarm nimmt dabei durch

Das Chitinskelet der Ephemeriden.

Bevor ich nun zur Beschreibung der Muskulatur übergehen kann, erscheint es notwendig, dem Chitinskelete der Ephemeriden einige Aufmerksamkeit zu schenken, da nur bei einiger Kenntnis der Skeletverhältnisse eine topographische Beschreibung der Muskulatur möglich ist.

Die einzige Abbildung eines derartigen Skeletes, welche mir bekannt ist, stammt von Brauer (1882). Sie bezieht sich auf Kopf, Thorax und erstes Abdominalsegment von *Ephemera vulgata.* Ich komme auf diese Abbildung unten noch zu sprechen.

Schon bei oberflächlicher Betrachtung von Schnitten durch Nymphen und Imagines fällt ein Unterschied in der Beschaffenheit des Chitins von Nymphe und Imago ins Auge; während das Chitin bei der Nymphe oft eine ansehnliche Dicke erreicht, ist es bei der Imago zum größten Teile sehr dünn, nur einzelne Stücke des Thorax zeigen einen breiten Querschnitt, so daß sie schon mit schwachen Vergrößerungen von den Querschnitten des dünnen, häutigen Chitins zu unterscheiden sind; im Abdomen der Imagos ist dies manchmal nur mit stärkeren Objektiven (Winkel 7) sicher möglich.

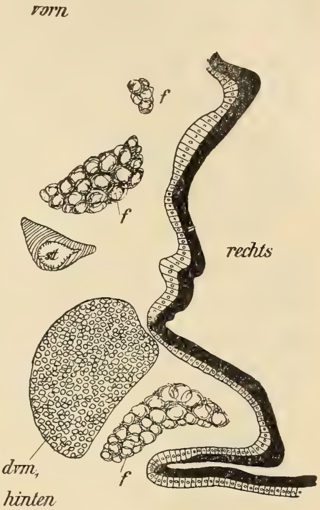
Vergleicht man Kalipräparate von Nymphe und Imago miteinander, so fällt ein Weiteres auf. Obwohl die Verschmelzung der einzelnen Skeletplatten bei der Imago ziemlich weit vorgeschritten ist, sind doch die einzelnen Stücke gegen die Verbindungshäute scharf abgesetzt; namentlich gilt dies vom Thorax, insbesondere von den Teilen, welche die stigmentragenden Pleuren begrenzen. Bei der Nymphe dagegen sind die Grenzen der einzelnen Platten mehr oder weniger verwischt oder ganz verschwunden, auch im Thorax in der Umgebung der Stigmen. Auf Schnitten findet man auch an Stellen, welche bei der Imago dünne Häute zeigen, dickes Chitin, so u. a. gerade rings um die thoracalen Stigmen (Textfig. 2); es handelt sich dabei keineswegs um ein Peritrema; die ganze seitliche Thoraxwand ist gleichmäßig verdickt.

Dies unterschiedliche Verhalten des Chitins bei Nymphe und Imago

---

schluckende Bewegungen des Afters Wasser in oft bedeutenden Mengen auf. Diese Wasseraufnahme erfolgt nicht in regelmäßigen Intervallen, sondern mit größeren oder kleineren Pausen; der Umfang des Abdomens ändert sich bei der Bewegung nicht; wichtig für diese ist offenbar die Muskulatur der beiden letzten Segmente. Neuaufnahme von Wasser kann eintreten, ohne daß in der unter Umständen mehrere Minuten langen Ruhepause ein Ausstoßen von Wasser zu beobachten ist. Das Entleeren von Wasser erfolgt ruckweise.

ist ein Beleg für die kinetische Natur der Gliederung des Insektenskeletes, denn es zeigt sich hier, daß, sobald eine gewisse Bewegungslosigkeit eintritt (die Nymphe hat im Thorax keine Atembewegungen und vor allem keine Flugbewegungen), die scharfe Gliederung sich verwischt. In der unten folgenden Beschreibung des Chitinskeletes werden sich darauf bezügliche Tatsachen mehrfach finden.



Textfig. 2.

Teil eines Frontalschnittes durch die Nymphe von *Ephemerella* sp.; rechte Hälfte, gerade unterhalb des Prothoraxstigmas; Vergr. 100. *f*, Fettkörper; *st*, Anfangstrachee des Stigmas; dvm_1, vorderer Dorsoventralmuskel des Mesothorax (E65, atypisch).

Bemerkenswert erscheint auch das Verhalten des Chitins gegenüber verschiedenen Farbstoffen. Im allgemeinen zeigt es sich, daß das Chitin der Larve besser zu färben ist als das der Imago. In Kalipräparaten sind die Färbungen einigermaßen haltbar nur bei Nymphen, während sie bei Imagines oft schon einige Stunden nach Einschluß in Kanadabalsam verschwunden sind. Das zeigte sich besonders bei Färbungen mit Eosin, aber auch mit Triacidgemisch. Letzteres färbt bei Nymphen die Chitinplatten gelb bis rot, die Häute nur schwach; in ein und derselben Chitinplatte treten öfters verschiedene Farbtöne auf. Bei der Imago sind Färbungen zur Unterscheidung von Platten und Häuten oft unzuverlässig.

Auf Schnitten lassen sich im Chitin der Nymphe von *Ephemerella* sp. nach Färbung mit Hämatoxylin-Pikrinsäure folgende Differenzierungen unterscheiden. Die Chitinplatten zeigen drei Schichten; die schwächste derselben ist eine sehr dünne Oberflächenschicht, die als eine schwärzliche oder dunkle Linie erscheint; unter dieser folgt eine gelbe Schicht von größerem Querschnitt, deren Dicke in einzelnen Skeletstücken verschieden ist; als unterste Schicht, welche der Hypodermis unmittelbar aufliegt, findet sich ein bläulich gefärbter Teil, der hauptsächlich die Dicke der ganzen Platte bedingt. An der Ansatzstelle der Häute hört die gelbe Schicht auf, und die fast ungefärbten Häute (zuweilen schwach blau-grau) stellen sich dar als Fortsetzung der blauen Schicht, zuweilen anscheinend mit der aufs äußerste verdünnten Oberflächenschicht. In andern Fällen erscheinen einzelne Chitinplatten rein gelb. Dasselbe

Verhalten zeigt sich bei Färbung mit Hämatoxylin-Eosin, nur sind die gelben Töne durch rote ersetzt. Bei der Nymphe von *Ecdyurus* war eine solche Differenzierung nicht nachzuweisen. Schnitte durch die Imago von *Ephemerella sp.* zeigen ein ganz andres Verhalten; entweder sind die Chitinplatten bzw. ihre Querschnitte fast ungefärbt oder zum Teil rötlich, zum Teil fast oder ganz ungefärbt, oft in derselben Platte beides. Eine Unterscheidung mehrerer Schichten ist nicht mehr möglich. Das Gleiche gilt von andern Gattungen. Die Häute sind in der Regel sehr schwach bläulich gefärbt.

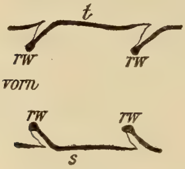
Das geschilderte Verhalten zeigt, daß ein großer Unterschied besteht zwischen jungem bzw. werdendem Chitin, das über kurz oder lang gewechselt wird (Nymphe) und altem Chitin (Imago), das keinen Ersatz durch Häutung mehr findet.

Nachdem so der allgemeine Unterschied zwischen nymphalem und imaginalem Skelet festgelegt ist, kommen wir zur Betrachtung der Einzelheiten. Hierbei sind besonders berücksichtigt zwei Gattungen: *Centroptilum* und *Ephemerella.* Für ihre Wahl waren besonders maßgebend Erwägungen, die sich aus der Verschiedenheit ihrer Muskulatur ergaben.

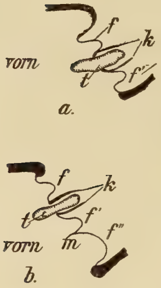
Das Abdominalskelet der Nymphe von *Centroptilum* zeigt nicht viel Besonderes. Die einzelnen Segmente gleichen einander durchaus, soweit nicht durch spezifische Funktionen besondere Differenzierungen eingetreten sind. Es sind — wie allgemein bei Ephemeriden — zehn Segmente vorhanden; das zehnte hat als Träger der Schwanzborsten besondere Umgestaltungen erfahren, welche jedoch für vorliegende Arbeit von keinem Interesse sind; das achte und neunte sind kiemenlos, während das siebente bis erste jederseits je eine blattförmige Tracheenkieme trägt. Das erste Segment ist stark verkürzt, was wohl auf die Tendenz, das Abdomen fest mit dem Thorax zu verbinden, zurückzuführen ist. Im Querschnitt erscheint das Abdomen in dorso-ventraler Richtung etwas zusammengedrückt. Drei besondere Teile, Sternit, Pleuren, Tergit, in jedem Segment zu unterscheiden ist nicht möglich. Sternum und Notum haben vielmehr eine solche Ausdehnung angenommen, daß sie unmittelbar ineinander übergehen, eine Verbindungshaut also vollständig geschwunden ist. Physiologisch ist das so zu erklären, daß einerseits weichhäutige Pleuren wegen Fehlens der Abdominalstigmen überflüssig erscheinen, anderseits die Basis der Tracheenkiemen nach fester Stütze verlangt, die in dem Ersatz der Pleuren durch die vollständig geschlossene, feste Ringbildung des Segmentes erreicht wird. Der in das voraufgehende Segment eingeschobene Vorderrand der Abdominalsegmente zeigt an der vordersten Kante eine ins Innere vorspringende schwächere oder stärkere Verdickung, welche als »Randwulst« ringsum geht (Textfig. 3). Zwischen dem ersten Segment und dem Metathorax ist die Intersegmentalhaut durch dickeres Chitin ersetzt, so daß dadurch eine feste Verbindung des Abdomens mit dem Thorax erzielt wird, welche vor allem einem kräftigen Auf- und Abschlagen der übrigen Abdominalsegmente zur Basis dient. Wie schon gesagt wurde, besitzt *Centroptilum* sieben Paar blattförmige Kiemen (Näheres über Gestalt usw. derselben, besonders Abbildungen siehe Eaton, 1888). Dieselben sind am Hinterrande der betreffenden Segmente seitlich-dorsal angeheftet, dort, wo die sonst kräftig nach oben gewölbte tergale Fläche vor ihrem Übergang in die ventrale sanft nach unten ausgeschweift erscheint. Sie stehen also nicht an dem Hinterwinkel des Segmentes, an der Kante, in welcher die dorsale Fläche spitzwinkelig in die ventrale übergeht, sondern etwas dorsalwärts gerückt. In der Ruhelage zeigen sie mit der Spitze schräg aufwärts nach hinten und außen, so daß sie zu einem großen Teile über die Seitencontur des Abdomens hervorstehen. Hier sei darauf hingewiesen, daß die Kiemen der abgetöteten Tiere fast stets diese Lage einnehmen. Die Basis der Tracheenkieme ist mit dem Segment durch Falten dünnen Chitins verbunden, welche seitlich und hinter bzw. unter der Kieme in die Intersegmentalhaut übergehen (Textfig. 4a). Vor dem vorderen Basalrand der Kieme liegt eine einfache, nach außen, d. h. oben convexe Falte, während unter dem hinteren Basalrande das Bestreben auftritt, eine mehr oder weniger deutliche Doppelfalte zu bilden.

Das über *Centroptilum* Gesagte trifft im allgemeinen auch für *Ephemerella* zu. Das Abdomen ist noch stärker abgeplattet, namentlich auf der ventralen Fläche; das Chitin ist bedeutend dicker (Textfig. 5). An Tracheenkiemen besitzt *Ephemerella* fünf Paare in Form von Blättern mit blattförmigen Anhängseln auf ihrer Unterseite; die Kiemen sind am dritten bis siebenten Abdominalsegmente angeheftet. Ihre Basis ist noch weiter dorsalwärts gerückt als bei *Centroptilum*; in der Ruhelage treten die Kiemen nicht über die Seitenkante des Abdomens hervor; sie ragen schräg aufwärts nach hinten. Für ihre Anheftung gilt im übrigen das Gleiche wie bei *Centroptilum*; die Falten vor und hinter ihrer Basis sind jedoch schärfer ausgeprägt. Der vordere Basalrand ist durch eine nach oben (dorsal) konvexe Chitinfalte, die in verschiedenem Grade ausgebildet ist, mit dem Hinterrande des Segmentes verbunden. An den hinteren Basalrand der Kieme setzen sich zwei ebenfalls nach oben konvexe Falten aus dünnem Chitin an, deren hintere mit dem Vorderrande des folgenden Segmentes verwachsen ist (Textfig. 4 *b*); die Falten verstreichen seitlich in die Intersegmentalhaut.

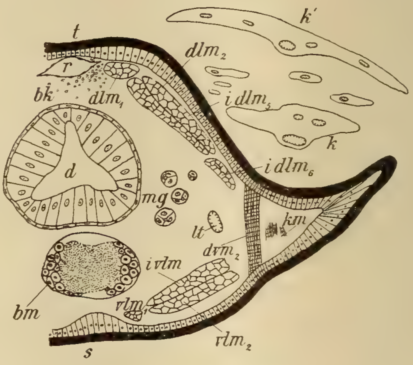
Über die Kiementrachee ist oben schon das Nötige gesagt. Von Stigmen ist noch nichts wahrzunehmen, wie bei keiner Gattung. Die Verbindung des Abdomens mit dem Thorax ist wie bei *Centroptilum*.



Textfig. 3.



Textfig. 4.



Textfig. 5.

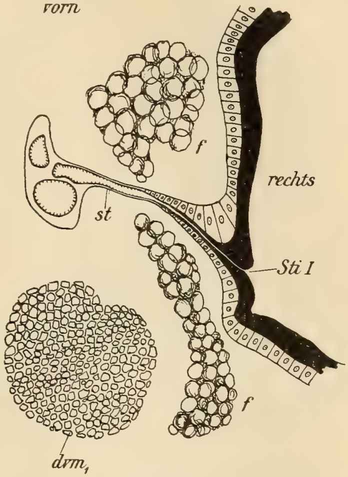
Fig. 3. Schematisierter, medianer Sagittalschnitt durch das Abdomen von *Ephemerella* sp. *nymph.*, um den »Randwulst« (*rw*) zu zeigen. *t*. Tergit; *s*, Sternit.

Fig. 4. Schematisierte Sagittalschnitte durch die Ansatzstelle der Tracheenkieme. *a* von *Centroptilum*, *b* von *Ephemerella*. *k*, Basis der Tracheenkieme; *f*, vordere; *f' f''*, hintere Falten; *t*, Kiementrachee; *m*, Ansatzstelle des hinteren Kiemenmuskels (km_{e3}).

Fig. 5. Rechte Hälfte eines Querschnittes durch das 6. Abdominalsegment von *Ephemerella* sp. *nymph.* Vergr. 100. *t*, Tergit; *s*, Sternit; *k*, Kieme des 5., *k'*, Kieme des 4. Segmentes; *lt*, Längstrachee; *r*, Dorsalgefäß; *bk*, Blutkörperchen; *d*, Darm; *mg*, MALPIGHIsche Gefäße; *bm*, Bauchmark; *km*, Kiemenmuskeln; dvm_2, mittlerer Dorsoventralmuskel (E 15); dlm_1, innerer (E 95), dlm_2, mittlerer (E 96) einfach intersegmentaler dorsaler Längsmuskel; $idlm_{5\text{-}6}$, mehrfach intersegmentaler dorsaler Längsmuskel des 5. bzw. 6. Segmentes (E 120—121); vlm_1, innerer (E 128), vlm_2, mittlerer (E 129) einfach intersegmentaler Längsmuskel der Ventralseite; *ivlm*, vielfach intersegmentaler ventraler Längsmuskel (E 145).

Das nymphale Thoracalskelet zeigt die schon erwähnte Erscheinung, daß wie im Abdomen die Grenze einzelner Skeletstücke mehr oder weniger verwischt ist. Dem Abdomen gegenüber fällt besonders eins auf, nämlich das Vorhandensein von Stigmen. Jederseits befindet sich in der unteren Hinterecke des Pro- und Mesothorax je ein deutliches großes Stigma. Diese larvalen Stigmen sind sowohl auf Schnitten als auch auf Kalipräparaten des ganzen Skeletes unschwer zu erkennen (Textfig. 6). Sie sind nicht durch Verwachsung ihrer Ränder, sondern nur mechanisch geschlossen; in Ganzpräparaten zeigen sie oft einen deutlich klaffenden Spalt. Die Anfangstrachee besitzt in ihrer ganzen Erstreckung ein ziemlich weites Lumen. Das Gesagte gilt für alle von mir untersuchte Formen, doch sind bei einigen, z. B. *Oligoneuria,* die Stigmen schwer zu sehen. Der Befund bestätigt also die von HAGEN (1881) und DEWITZ (1890) aus Versuchen mit lebenden Ephemeridenlarven gefolgerte Annahme, daß schon bei den Larven der Ephemeriden Thoracalstigmen vorhanden sind.

Schon sehr kleine Nymphen tragen am Meta- und Mesothorax die Flügelaussackungen. Dünnhäutiges Chitin findet sich fast nur in der Umgebung der Coxen. Meta- und Mesothorax sind fest miteinander verwachsen; dagegen findet sich dorsal zwischen Meso- und Prothorax eine Intersegmentalhaut. Bei einigen Formen besitzt der Thorax ventrale büschelförmige Kiemen (*Oligoneuria*), welche in ihrem Aussehen an Kiemen der Perlidenlarven erinnern.



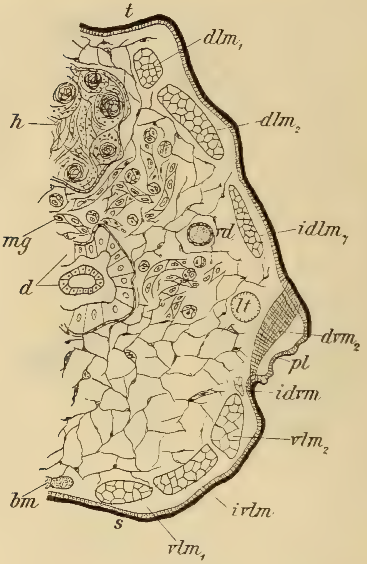
Textfig. 6.

Teil der rechten Hälfte eines Frontalschnittes durch den Thorax von *Ephemerella* sp. *nymph.* Vergr. 190. Der Schnitt liegt nahe über dem der Fig. 2. *StiI,* Stigma des Prothorax; *st,* Anfangstrachee des Stigmas; *f,* Fettkörper; dvm_1, vorderer Dorsoventralmuskel des Mesothorax (E 65, atypisch).

Das Chitinskelet der Imago wurde eingehender untersucht bei *Centroptilum luteolum, Ephemerella ignita* und *Ephemera danica.* Bei den verschiedenen Gattungen stellte sich große Übereinstimmung heraus; Unterschiede sind gegeben in der etwas ungleichen Formgestaltung einzelner Stücke. Im allgemeinen sind die Skelete äußerst zart, besonders im Abdomen.

Im Gegensatz zur Nymphe ist festzustellen, daß im Abdomen Sternit, Pleuren und Tergit deutlich in jedem Segment gesondert sind mit Ausnahme des zehnten, das als Träger der Schwanzborsten umgestaltet ist. Sternit und Tergit werden von dünnen Platten gebildet, welche weit seitwärts ausgedehnt sind, so daß die Pleure nur schmal bleibt; diese ist nach unten verschoben, da das Tergit eine größere Ausbildung aufweist als das Sternit (Textfig. 7).

Eine Verwachsung des ersten Abdominalsegmentes mit dem Metathorax ist nur noch teilweise vorhanden, da ventral eine Intersegmentalhaut eingeschoben ist. Der Querschnitt des Abdomens ist nicht mehr so stark zusammengedrückt wie bei der Nymphe, sondern in dorsoventraler Richtung bedeutend höher geworden; das erste Segment ist kürzer als die übrigen. Reste der Tracheenkiemen sind auch auf Schnitten nicht mehr nachweisbar. Sie sind an der Basis ohne besondere Komplicierung der Wunde einfach abgefallen; keineswegs stehen aber die Stigmen an Stelle der Kiemen, wie schon Palmén (1877) richtig betont hat. Der von der Längstrachee zur Kieme führende Tracheenast ist in seinem distalen Ende collabiert; an seinem proximalen Ende zeigt die Längstrachee noch eine längere oder kürzere Aussackung. Die Stigmen sind im allgemeinen sehr eng. Eine Ausnahme davon bildet das letzte Abdominalstigma (bei *Ephemerella* im achten Segment), welches eine verhältnismäßig weite Öffnung und eine kurze, großlumige Anfangstrachee besitzt. Die Stigmen liegen vor der Mitte des Segmentes. Die Zahl der Stigmen (einschließlich zweier Thoraxstigmen), welche nicht leicht zu bestimmen ist (Huxley, 1877, S. 435 hat nur zwei Paar gefunden), wird von Palmén (1877) für *Ephemera* auf zehn Paar angegeben; ich fand bei *Ephemerella* nur neun, da hier das erste Abdominalsegment stigmenlos ist. Die physiologische Bedeutung der Abdominalstigmen ist wohl gering, woraus sich ihre mangelhafte Ausbildung unschwer erklärt; das letzte Stigma bildet auch hierin eine Ausnahme (Textfig. 8) (vgl. unten).

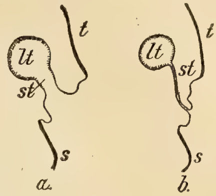


Textfig. 7.

Rechte Hälfte eines Querschnittes durch das 8. Abdominalsegm. von *Ephemerella ignita* ♂ imag. Vergr. 100. *t*, Tergit; *pl*, Pleure; *s*, Sternit; *lt*, Längstrachee; *d*, Darm; *h*, Hoden; *vd*, Vas deferens der rechten Seite; *mg*, Malpighische Gefäße; *bm*, Bauchmark; dvm_2, mittlerer Dorsoventralmuskel (E 2); *idvm*, intersegmentaler Dorsoventralmuskel (E 3); dlm_1, innerer (E 89), dlm_2, mittlerer einfach intersegmentaler dorsaler Längsmuskel (E 90); $idlm_7$, mehrfach intersegmentaler dorsaler Längsmuskel (E 122) des 7. Segmentes; vlm_1, innerer (E 123), vlm_2, äußerer einfach intersegmentaler Muskel (E 124) der Ventralseite; *ivlm*, vielfach intersegmentaler, ventraler Längsmuskel (E 145).

Abgesehen davon, daß, wie die Ausbildung der Stigmen anzeigt, das Atmungsbedürfnis der geschlechtsreifen Ephemeride bedeutend zurückgegangen ist (vgl. Atemeinrichtungen der Nymphen), halte ich es bei einer weiblichen Imago für ausgeschlossen, daß die Abdominalstigmen wirksam in Tätigkeit treten können; denn, wie schon einmal hervorgehoben wurde, füllen die Eier alle zugänglichen Hohlräume namentlich des Abdomens dermaßen an, daß eine für kräftige Atmung ausreichende Contraktion des Abdomens unmöglich gemacht sein dürfte.

Der Thorax der Ephemeriden weist einen Bau auf, der in seiner Organisation als ziemlich hochstehend bezeichnet werden muß: In weitestem Umfange sind Verwachsungen und Verschmelzungen eingetreten, besonders im Metathorax, so daß es vielleicht zweckmäßig erscheint, von der bisher innegehaltenen Reihenfolge der Beschreibung ausnahmsweise abzuweichen und zunächst den Mesothorax zu betrachten.

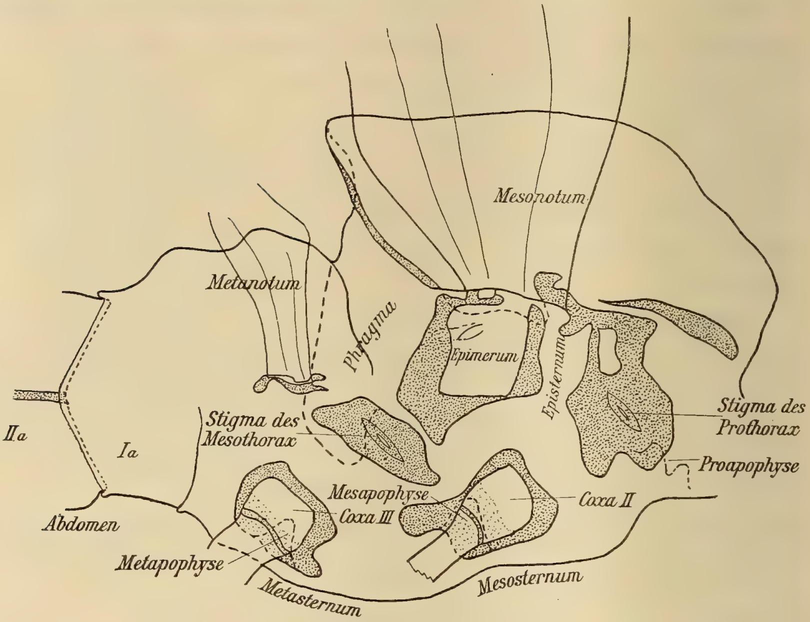


Textfig. 8.
Querschnitt durch das rechtsseitige Stigma des achten (*a*) und siebenten (*b*) Abdominalsegmentes von *Ephemerella ignita* bei gleicher Vergrößerung. *t*, Tergit; *s*, Sternit; *lt*, Längstrachee; *st*, Anfangstrachee des Stigmas.

Da der Prothorax für die vorliegende Abhandlung von keiner Bedeutung ist, wurde ihm im einzelnen keine Beachtung mehr geschenkt.

Der Thorax ist in seiner Ausdehnung bedeutend höher als breit; besonders bei den kleineren Formen sticht er mächtig ab gegen das schwächlich aussehende Abdomen, das nur noch den Zweck hat, die Fortpflanzungsorgane zu bergen. Entsprechend der Ausgestaltung der Flügel ist der Mesothorax am stärksten ausgebildet. Vorn geht er allmählich in den Prothorax über, während sein Dorsalteil steil über den Metathorax emporragt. Auch in der Längenausdehnung steht der Mesothorax unter den drei Brustsegmenten an erster Stelle. Meso- und Metathorax sind fest miteinander verwachsen, stellenweise ist auch der Prothorax fest mit dem Mesothorax verbunden. Stigmen sind am Thorax zwei vorhanden; sie sind sehr groß ausgebildet und leicht an Kalipräparaten zu finden, und zwar liegen sie am Hinterrande des Pro- bzw. Mesothorax in dem Stück der betreffenden Intersegmentalhaut, das durch die weitgehende feste Verwachsung des Thorax und seiner Teile nicht verdrängt ist. (Über die Stellung der Stigmen am Hinterrande der Segmente vergleiche Reinhard, 1865.) Das Mesothorax-Stigma bildet den Anfang der lateralen Haupttrachee, so daß von hier aus ein Luftstrom bis zum Stigma im achten Abdominalsegment gehen kann, das ja auch gut ausgebildet ist. Das Tracheensystem funktioniert, da die mittleren, abdominalen Stigmen wenig entwickelt sind, etwa in analoger Weise, wie Rathke (1860, S. 136) es für Raupen feststellte, welche hauptsächlich durch die vordersten und hintersten Stigmen atmen. Ähnliche Ausbildungsverhältnisse der Stigmen liegen auch bei *Gryllus domesticus* vor, wie aus Voss' Angaben (1905, Taf. XV Fig. 1) hervorgeht.

Meso- und Metathorax von *Centroptilum luteolum* (Textfig. 9).

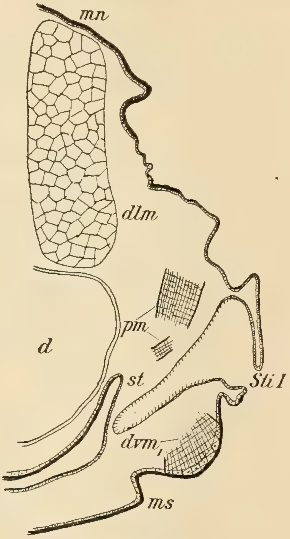

Mesonotum
Metanotum
Phragma
Epimerum
Episternum
Stigma des Prothorax
Proapophyse
Coxa II
Stigma des Mesothorax
IIa
Ia
Abdomen
Mesapophyse
Coxa III
Metapophyse
Metasternum
Mesosternum

Textfig. 9.

Rechte Hälfte des Skeletes von Meso- und Metathorax von *Centroptilum luteolum* nach einem Plattenmodell. Die häutigen Teile sind punktiert. Die Bezeichnungen ergeben sich aus der Figur.

Die drei Sternite der thoracalen Segmente sind fest miteinander verwachsen und bilden so einen langen Balken.

Das Mesosternum biegt sich seitlich ziemlich hoch hinauf; infolgedessen ist auch die Coxa stark seitlich eingelenkt. Die Erstreckung des Mesosternum wird bestimmt durch die Stellung der Apophysen. Ganz am Hinterrande des Prosternum findet sich die paarige Proapophyse; dieselbe besteht jederseits in einer von dem seitlich aufgebogenen Hinterrande des Prosternum gegen die Medianlinie auf einer Intersegmentalfalte verlaufenden Leiste, welche ihrerseits zwei nach oben ausgezogene Zapfen trägt, einen inneren an ihrem Ende, der Medianlinie zugewandt, und einen äußeren, der sich zwischen diesem und der Ursprungsstelle der Leiste erhebt; der innere ist der kräftigere. Innen von der Mesocoxa erhebt sich die paarige Mesapophyse; sie besteht aus einem kegelförmigen Zapfen, der etwas schräg nach innen emporsteigt. Sie befindet sich nicht ganz am Hinterrande des Mesosternum, sondern ist anscheinend ein wenig nach vorn gerückt, wie man aus einer von ihrer hohlen Basis schräg nach hinten und außen verstreichenden Falte schließen kann. Außen neben der Mesapophyse, und zwar mehr vor derselben als hinter ihr, befindet sich das Coxalgelenk. Dasselbe weist gar keine Complicationen auf. Die rundovale Coxa ragt etwas mit ihrem proximalen Ende in das Innere des Segmentes hinein, umgeben von einer ringsum weit ausgedehnten Gelenkhaut. Am Vorderende tritt der seitlich aufgebogene Rand des Mesosternum schräg nach hinten zurück, um dem mit seinem oberen Teile weit zurückreichenden Prothorax Platz zu machen.



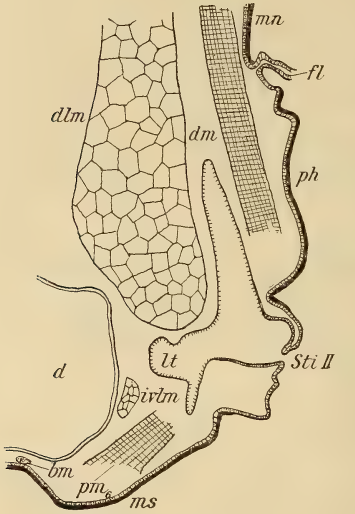
Textfig. 10.

Querschnitt durch den Thorax von *Ephemerella ignita* imag. im Bereich des Prothoraxstigmas; rechte Hälfte. Vergr. 80. *mn*, Mesonotum; *ms*, Mesosternum; *StiI*, Stigma des Prothorax; *d*, Darm, dvm_1, vorderer Dorsoventralmuskel des Mesothorax (E 65); *dlm*, dorsaler Längsmuskel des Mesothorax (E 114); *pm*, Pleuralmuskeln des Prothorax; *st*, Anfangstrachee.

Hier setzt etwas schräg über der Coxa das Episternum des Mesothorax an. Es ist mit dem Mesosternum fest verbunden und geht als mäßig breite Leiste empor bis unter den vordersten Teil des Flügelgelenkes. In der Erstreckung des Mesepisternum ist die Intersegmentalhaut zwischen Pro- und Mesothorax erhalten geblieben; in ihr befindet sich das große Prothoraxstigma (Textfig. 10). Über diesem Stigma liegt eine kleine länglich-viereckige Chitinplatte, welche prothoracalen Muskeln zum Ansatz dient.

Geradlinig über der Mesocoxa findet sich das Epimerum. Es ist von fast quadratischer Form und sendet von seinem oberen Teile aus eine zapfenförmige Einfaltung in das Innere des Segmentes. Zwischen seiner Vorderkante und der Hinterkante des Episternum befindet sich dünne Haut; seine untere Vorderecke stützt sich auf die hier hoch hinaufgehende sternale Skeletbildung, seine obere lehnt sich an die obere Ecke des Mesepisternum an; seine obere Kante stützt den hinteren und mittleren Teil des Flügelgelenkes. An seiner Hinterkante und zum Teil auch an der unteren Kante beginnt eine ziemlich weit ausgedehnte Chitinhaut, welche in ihrem oberen Teile an das eigentümlich ausgebildete Phragma zwischen Meso- und Metathorax geht. Das Stigma des Mesothorax ist wie das des Prothorax weit nach hinten verschoben in den Rest der Intersegmentalhaut. Diese wird von der zuletzt erwähnten, das Epimer umgebenden Haut vorn durch eine schmale, aber dicke Chitinleiste abgetrennt, welche vom untersten Teile des genannten Phragmas schräg nach vorn zum oberen Rande der mesosternalen Skeletbildung verläuft, so daß die Stigmenhaut in einen Rahmen eingespannt ist, der gebildet wird von der genannten Leiste, Teilen des Meso- und Metasternum und dem Phragma (Textfig. 11).

Das Mesonotum hat eine mächtige Ausbildung erfahren. Es hat etwa die Form eines mit dem Kiel nach oben gekehrten Bootes und ragt wie ein Dach über die Höhe des Flügelansatzes empor. Seine Längenausdehnung ist erheblich. Der vordere Teil greift weit auf den stigmentragenden Teil des Prothorax über; er zeigt eine mäßige Phragmabildung und ist vorn und stellenweise seitlich mit dem Prothorax verwachsen. Die vordere Segmentgrenze des Mesothorax bildet eine stark nach hinten um das Prothorax-Stigma geschweifte Linie. Die untere Seitenkante des Mesonotum ist ziemlich gerade, in der Erstreckung des Flügelansatzes sendet sie innen von der oberen Kante des Episternum-Epimerum eine Falte nicht sehr weit in das Innere des Segmentes. Zwischen dieser Falte und Episternum-Epimerum setzt der Flügel an. Die etwas schräg aufsteigende Hinterkante des Mesonotum wird mit dem eigenartig ausgedehnten Vorderteil des nachfolgenden Phragmas durch eine schmale Hautfalte größenteils beweglich verbunden, nur der oberste, mittelste Teil ist mit dem Metathorax fest verwachsen.



Textfig. 11.

Teil eines Querschnittes durch die rechte Hälfte des Thorax von *Ephemerella ignita* imag. im Bereich des mesothoracalen Stigmas. Vergr. 80. *mn*, Mesonotum; *fl*, Flügel; *ph*, exoskeletaler Phragmenteil; *ms*, Mesosternum; *StiII*, Stigma des Mesothorax; *lt*, Anfang der lateralen Längstrachee; *d*, Darm; *bm*, Bauchmark; pm_6, sternalpleuraler, epimeraler Flugmuskel (E 75); *dm*, Dorsalmuskel (E 88); *dlm*, dorsaler Längsmuskel des Mesothorax (E 114); *ivlm*, vielfach intersegmentaler Längsmuskel (E 145).

Der Metathorax bietet eine eigentümliche Erscheinung darin, daß alle Teile miteinander zur vollständig geschlossenen Ringbildung verschmolzen sind.

Das Metasternum hat sein Vorderende kurz hinter der Mesapophyse, wie schon oben angegeben wurde; seine hintere Grenze ist bezeichnet durch eine Intersegmentalhaut, welche das Metasternum mit dem Sternit des ersten Abdominalsegmentes verbindet. Über die Einfügung und Gelenkbildung der Coxa gilt das über diese Verhältnisse im Mesothorax Gesagte. Innen vom Coxalgelenk, etwas nach hinten gerückt, erhebt sich die paarige Metapophyse, welche in ihrer Gestalt der Mesapophyse durchaus gleicht, nur ist sie etwas kleiner. Sie ist vom Hinterrande des zugehörigen Sternum bedeutend weiter entfernt als die Mesapophyse.

Ein deutlich gesondertes Metepisternum und Metepimerum sind nicht mehr vorhanden. Dünne Häute finden sich nur noch im Coxal- und Flügelgelenk. Man kann daher nur noch von einer episternalen Region sprechen als dem vordersten pleuralen Teil im Segmente, der dem vorderen Teil des Flügelgelenkes zur Stütze dient; nach vorn ist diese Region scharf begrenzt durch die Stigmenhaut des Mesothorax. Dementsprechend ist die Region unter der hinteren Hälfte des Flügelgelenkes als epimeral zu bezeichnen.

Das Metanotum ist gut ausgebildet; es stellt ein spitzbogiges Gewölbe dar, das allmählich in das erste abdominale Tergit übergeht. Außerhalb des Flügelansatzes ist es fest mit den übrigen Skeletstücken verbunden; in der Region des Flügelansatzes sendet seine untere Kante einen schwachen Fortsatz in das Innere, entsprechend dem Verhalten des Mesonotum. Am auffallendsten ist im Metathorax die Bildung des Phragmas am vorderen, dorsalen Ende. An diesem Phragma sind zwei Teile zu unterscheiden: ein endo- und ein exoskeletaler, beide paarig; jene beiden Bestandteile nicht miteinander verbunden, sondern in der Medianebene eine spaltförmige Lücke lassend, diese beiden in der dorsalen Medianlinie verschmolzen. Der jederseitige endoskeletale Bestandteil ist eine beiderseits tief in das Innere vorspringende Falte an der vorderen Grenze des Metanotum in deren ganzer Erstreckung. Diese Falte ist mit Ausnahme eines kleinen Teiles ihrer innersten Kante nicht solide geworden, sondern besteht aus zwei vollständig getrennten Blättern; das hintere derselben ist nichts andres als der stark nach innen und unten umgebogene Vorderrand des Metanotum; an der innersten Kante biegt dieses hintere Blatt nach oben um in das vordere. Dies letztere hat nun eine eigentümliche Erweiterung dahin erfahren, daß seine freie Kante sich ausgedehnt hat zu dem exoskeletalen Teil des Phragmas, der den hoch aufragenden Mesothorax hinten wie mit einer Wand verschließt und auch seitlich am Thorax sich vordrängend vor dem Metanotum einen ansehnlichen Teil des Skeletes ausmacht, der weit über das Mesothoraxstigma vorragt. Dadurch wird die Grenzlinie zwischen Meso- und Metathorax im Zick-Zack gebogen. Die Verbindung des exoskeletalen Teiles des Phragmas mit dem Mesothorax wurde bereits erörtert. Über die äußerliche Lage eines Phragmateiles schreibt schon Brauer (1882, S. 222): »Wie Reinhard ebenfalls bemerkt, gehört das Mesophragma der Dipteren nicht stets zum Endothorax, sondern es kann auch einen Teil des Hautskeletes bilden. Es ist tatsächlich einmal zum Teil äußerlich gelegen (Tipulariae).« Man vergleiche dazu Reinhard (1865, S. 208) und Streiff (1906, Taf. IX Fig. 1). Die hier gegebene Abbildung bezieht sich auf den Thorax von *Sicus* ♀ und zeigt sehr schön die erwähnte Ausbildungsweise des Phragmas, das allerdings zum Mesothorax gerechnet ist. Die Muskulatur ist zur Beurteilung der Zugehörigkeit nicht herangezogen.

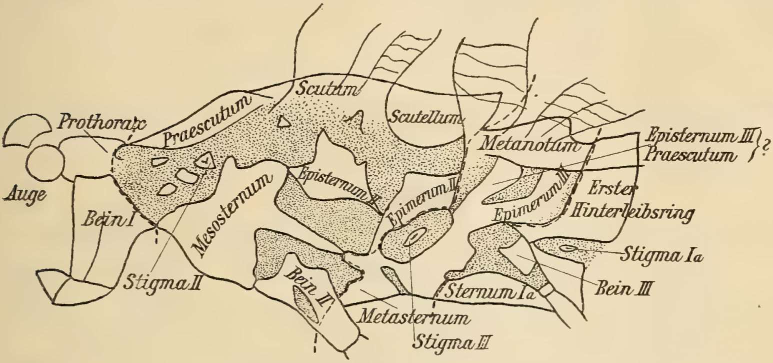
Ein Stigma ist im Metathorax nicht vorhanden. Wohl zum großen Teil aus dem Fehlen eines solchen ist die starre Verschmelzung der einzelnen Teile im Metathorax zu erklären.

Die hier bei *Centroptilum* geschilderten Skeletverhältnisse finden sich, wie schon betont wurde, auch bei den andern Gattungen mit geringen Abweichungen. Für die Ausgestaltung des Skeletes ist allemal das physiologische Moment von Bedeutung, namentlich Muskelwirkung. Darauf komme ich unten zurück.

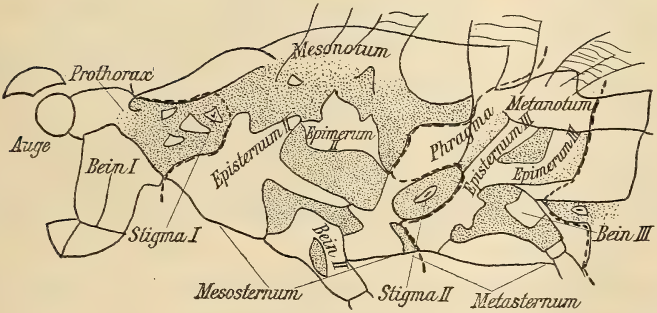
Wie bereits zu Beginn dieses Abschnittes erwähnt wurde, gibt Brauer (1882, Taf. II Fig. 12) die Abbildung eines Ephemeridenskeletes. Da diese wohl die einzige ist, welche veröffentlicht wurde, erscheint es angemessen, meine Ergebnisse mit der Figur Brauers zu vergleichen, zumal letztere etwas ungenau erscheint.

Die beiden beigegebenen Figuren (Textfig. 12 u. 13) werden den Unterschied der Brauerschen Bezeichnung der Skeletstücke und der Bezeichnung, wie ich sie oben angegeben habe, übersichtlich darlegen. Ein Hauptirrtum Brauers besteht in der falschen Festlegung der Segmentgrenzen; er verlegt die Stigmen an den Vorderrand der Segmente, während sie unzweifelhaft dem Hinterrande zuzuschreiben sind; so wird aus dem Mesothoraxstigma Brauers ein Prothoraxstigma, während sein Metathoraxstigma in den Mesothorax einbezogen werden muß.

Hierfür maßgebend sind die Arbeit Reinhards (1865) und vor allem folgende Tatsachen. Das Mesepimerum Brauers ist unzweifelhaft ein exoskeletaler Bestandteil des Phragmas zwischen Meso- und Metathorax; das geht nicht nur aus seiner Continuität mit dem vorderen Blatte des Phragma hervor (siehe oben), sondern namentlich auch aus der Tatsache, daß an seinem oberen Teile die hintere Insertion des (sicher intersegmentalen) dorsalen mesothoracalen Längsmuskels (siehe unten C 78, E 114) vorhanden ist. Daher ist das Skeletstück zum Metathorax zu rechnen und als erweiterte, nach außen vorgedrungene Phragmabildung aufzufassen. Die Figur Brauers ist hier insoweit falsch, als das besprochene Skeletstück nicht, wie die Zeichnung angibt, vom Metathorax durch eine Haut getrennt wird, sondern fest mit ihm verbunden ist. Ich verweise hier auf meine Abbildung des Thoracalskeletes von *Ephemera danica* (Textfig. 14). Endlich noch müßte es befremden, daß, wenn Brauers Auffassung richtig wäre,


Prothorax
Praescutum
Scutum
Scutellum
Metanotum
Episternum III
Praescutum
?
Auge
Bein I
Mesosternum
Episternum II
Epimerum II
Epimerum III
Erster Hinterleibsring
Stigma Ia
Bein III
Sternum Ia
Stigma II
Bein II
Metasternum
Stigma III

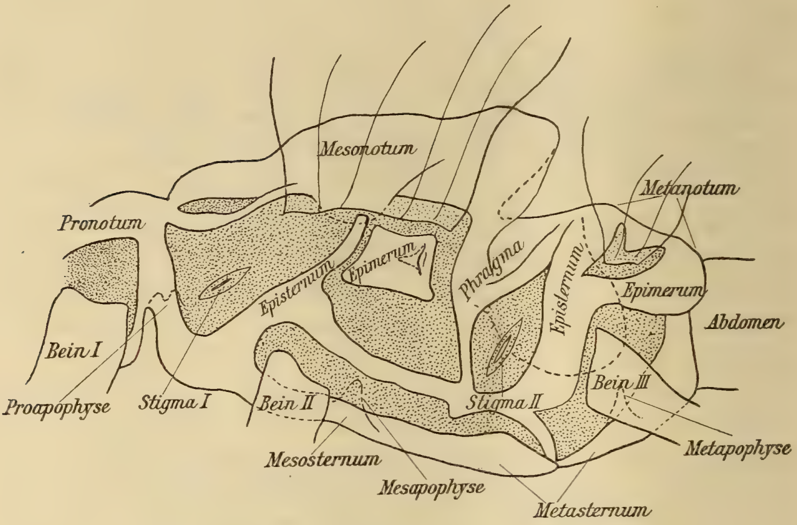
Textfig. 12.


Mesonotum
Prothorax
Auge
Bein I
Episternum II
Epimerum II
Phragma
Metanotum
Episternum III
Epimerum III
Stigma I
Bein II
Bein III
Mesosternum
Stigma II
Metasternum

Textfig. 13.

Thoracalskelet von *Ephemera vulgata*; beide Figuren im Anschluß an Brauer (1882); in Fig. 12 sind die Bezeichnungen Brauers, in Fig. 13 die Bezeichnungen nach meinen Befunden eingetragen. Häutige Stellen punktiert.

an dem »Epimerum« kein einziger pleuraler Muskel inseriert. Auch ist der Ansatz des Flügels von Brauer schlecht angegeben, so daß auch die Lagebeziehung seines »Epimerum« zum hinteren Teil des Flügelgelenkes unrichtig ist. Das wirkliche Epimerum des Mesothorax ist das »Episternum« Brauers. Das folgt aus der Lagebeziehung dieses Stückes zum Flügelansatz (unter dessen hinterem Teile) und zur hinteren Segmentgrenze (unmittelbar vor dieser), namentlich auch aus der wirklichen Lage des Episternum mesothoracis. Das Episternum ist der obere Teil von Brauers »Mesosternum«. Das zeigt seine Lage unter dem vorderen Bezirk des Flügelgelenkes; auch muß es stutzig machen, daß, falls diese seitlich gelagerte Bildung als Sternum angesehen wird, eine auffallend große Zahl rein sternaler Beinmuskeln anzugeben sein würde, während nur ein sternalpleuraler Beinmuskel (C 63, E 71) vorhanden wäre. Das Mesosternum umfaßt in Wirklichkeit die vordere Hälfte des »Metasternum« Brauers und den unteren Teil seines »Mesosternum«, wie namentlich die Lage der Mesapophyse zeigt. Praescutum, Scutum und Scutellum entsprechen meinem Mesonotum, das durchaus einheitlich erscheint. Im Metathorax sind die Bezeichnungen Brauers richtig bis auf das schon erledigte Phragma und das Metasternum. Dieses wird gebildet von


Mesonotum
Metanotum
Pronotum
Epimerum
Episternum
Phragma
Episternum
Epimerum
Abdomen
Bein I
Proapophyse
Stigma I
Bein II
Stigma II
Bein III
Metapophyse
Mesosternum
Mesapophyse
Metasternum

Textfig. 14.

Chitinskelet des Meso- und Metathorax von *Ephemera danica*. Die Bezeichnungen ergeben sich aus der Figur. Häutige Stellen punktiert.

»der Bauchplatte des ersten Hinterleibsringes« BRAUERS und dem hinteren Teile seines Metasternum. Dies geht hervor aus der Anordnung der Metapophyse und der ventral durchaus deutlichen Grenze von Thorax und Abdomen, sowie dem Verhalten der Längsmuskulatur (s. unten), da von der Metapophyse Muskeln an den proximalen Rand des Abdomens gehen.

Es muß überhaupt betont werden, daß für die Morphologie des Skeletes die Morphologie der Muskulatur die größte Rolle spielt, da bei der kinetischen Gliederung des Insektenskeletes eine Differenzierung der Muskulatur eine solche des Skeletes nach sich zieht.

Die Muskulatur.

Der Einzelbeschreibung der Muskeln möchte ich einige allgemeine Bemerkungen vorausschicken.

Die Untersuchung und Beschreibung der Muskulatur erfolgte in anal-oraler Richtung, um von den einfacheren, ursprünglicheren Verhältnissen des Abdomens auf die komplicierteren, stärker differenzierten des Thorax überzugehen, wie das ja schon bei Schilderung der Skeletverhältnisse gehandhabt wurde.

Abgesehen von den speziellen Muskeln einiger, hier nicht zu betrachtender Organe, z. B. des Rückengefäßes, des Geschlechtsapparates, kann man die abdominale und thoracale Muskulatur der Ephemeriden wie bei andern Insekten (vgl. Voss, 1905, S. 365) in gewisse Kategorien einteilen, nämlich Dorsoventralmuskeln, welche Tergit und Sternit verbinden; Pleuralmuskeln, welche mit dem einen Ende an pleuralen Skeletstücken, mit dem andern entweder am Sternum (sternalpleural) oder am Tergit (tergalpleural) inserieren; Sternalmuskeln, welche nur sternalen Bestandteilen des Skeletes angehören; sie sind hauptsächlich Beinmuskeln; Längsmuskeln, welche als dorsale und ventrale auftreten.

Die Kiemenmuskeln sind von einer der genannten Kategorien abzuleiten; wie und von welcher Kategorie wird sich erst unten ergeben; sie sind daher vorerst im anatomischen Abschnitte als selbständige Kategorie aufgeführt. Von den genannten Kategorien sind die Längsmuskeln ausschließlich intersegmental, und zwar entweder einfach, d. h. sie verbinden zwei unmittelbar hintereinander liegende Segmente, oder mehrfach intersegmental, d. h. sie ziehen sich durch mehrere Segmente hindurch. Die Dorsoventralmuskeln sind zum Teil intersegmental. In den andern Gruppen sind nur segmentale Muskeln vorhanden.

Zur einfachen Bezeichnung der Kategorien, habe ich nach dem zweckmäßigen Vorgange von Voss (1905) geeignete Abkürzungen benutzt, die namentlich bei Zusammenstellung in Tabellen, in Figuren usw. gute Dienste leisten. Für die einzelnen Muskeln suchte ich streng topographische Bezeichnungen durchzuführen. Ich hebe dabei ausdrücklich hervor, daß keineswegs von vornherein durch etwa vorkommende gleiche Bezeichnungen zugleich eine Homologie dieser Muskeln ausgedrückt werden soll, weder bei den Muskeln verschiedener Segmente desselben Tieres noch bei denen andrer Formen. Die Homologien der einzelnen Muskeln sind in jedem einzelnen Falle zu prüfen. Die Segmente bezeichne ich wie Voss (1905) mit römischen Ziffern (Thorax *I—III*, Abdomen *Ia—Xa*).

Über das Auftreten der einzelnen Kategorieen in den einzelnen Segmenten, sowie über ihre topographische Lagerung sei hier folgendes gesagt (näheres ergibt sich erst durch Beschreibung der einzelnen Muskeln):

In allen Segmenten vorhanden ist die Längsmuskulatur (*lm*); sie liegt median von allen andern Muskeln. Auch die Dorsoventralmuskeln (*dvm*) werden in sämtlichen Segmenten angetroffen; sie befinden sich unmittelbar außerhalb der Längsmuskeln. Sternalmuskeln (*sm*) kommen nur im Thorax vor, während naturgemäß die Kiemenmuskeln (*km*) nur im Abdomen auftreten. Letztere bilden die am weitesten lateralwärts liegende Kategorie im Abdomen. Auffallend ist die Erscheinung, daß Pleuralmuskeln (*pm*) nur im Thorax vorhanden sind, im Abdomen dagegen vollständig fehlen. Wie ich hier nochmals hervorhebe, werden dabei die Kiemenmuskeln vorläufig als eigene Kategorie aufgefaßt.

Die Reihenfolge der Beschreibung der einzelnen Kategorien wurde bestimmt durch ihre Bedeutung für das vorliegende Thema. Da die Längsmuskeln hierfür von keinem Werte sind, wurden sie nur bei einer Form etwas eingehender behandelt, während für Kiemen-, Dorsoventral- und Pleuralmuskeln mehrere Formen zum Vergleich herangezogen wurden. Auch die Sternalmuskeln spielen für den Hauptzweck der Abhandlung keine Rolle. Aus eben diesem Grunde wurden ganz unberücksichtigt gelassen die Muskeln hier nicht in Frage kommender Organe, wie die des Darmes, des Geschlechtsapparates, des Rückengefäßes, des neunten und zehnten Abdominalsegmentes, des Prothorax und des Kopfes.

Fast alle beschriebenen Muskeln sind paarig vorhanden; unpaarig ist nur je ein sternaler Muskel im Meta- und Mesothorax (C 53, 77; E 64, 86).

Bei der Untersuchung der einzelnen Muskeln fällt vor allem ihre eigentümlich lockere Beschaffenheit, ihr loser Bau aus einzelnen Faserbündeln auf; Ähnliches hebt Voss (1905, S. 501) für *Gryllus* hervor. Öfters wird der Eindruck hervorgerufen, als ob in der Muskulatur das Bestreben vorhanden sei, einzelne größere Muskeln in kleinere selbständige Bündel zu zerlegen; besonders ist dies der Fall bei der Längsmuskulatur des Abdomens, welche ja auch tatsächlich aus mehreren, sich kreuzenden Lagen besteht.

Im allgemeinen zeigen alle Muskeln typische Querstreifung, wenigstens bei der Imago und im Abdomen der Nymphe. Die Thoraxmuskulatur der Nymphe läßt dagegen ein auffallendes Verhalten erkennen. Neben sehr deutlich quergestreiften Muskeln finden sich solche, deren Querstreifung höchst undeutlich und oft nur äußerst schwer zu erkennen ist. Durch Contraction ist die Querstreifung nicht erloschen, da die gedachten Muskeln auch in sicherlich unkontrahiertem Zustande keine Querstreifung zeigen. Besonders in die Augen springt der Unterschied beider Muskelarten auf Schnitten, bei denen Doppelfärbungen angewandt wurden (Hämatoxylin-Eosin, Hämatoxylin-Pikrinsäure). Während die typischen Muskeln kräftig rot bzw. gelb gefärbt erscheinen, besitzen die andern — atypischen — Muskeln eine große Vorliebe für Hämatoxylin, so daß sie entweder stark blau gefärbt sind oder als Übergänge zu den typischen Muskeln eine blaurote bzw. bräunlich-orange Färbung aufweisen. Die Faserbündel der typischen Muskeln zeigen einen weit größeren Querschnitt als die der atypischen. Ich komme auf dieses doppelte Verhalten der nymphalen Thoraxmuskulatur unten noch einmal zu sprechen. Die atypischen Muskeln sind in der Einzelbeschreibung besonders bezeichnet. Der Faserverlauf in den einzelnen Muskeln ist im allgemeinen parallel, doch kommen auch Muskeln vor, deren Fasern nach einem Ende divergieren; letzteres Verhalten weisen besonders die Kiemenmuskeln auf. Beachtenswert erscheint die Ausbildung der Hypodermis an den Insertionsstellen der Muskeln. Sie zeigt dort eine streifige (»sehnige« Voss, 1905, S. 501) Beschaffenheit und geht scheinbar allmählich in den Muskel über; die »Streifen« entsprechen der Längsrichtung des Muskels und werden durch eine Streckung der Hypodermiszellen hervorgerufen. Sie finden sich auch noch in unmittelbarer Umgebung des Muskelansatzes.

Im Chitinskelet sind außer den Apophysen auf Muskelwirkung zurückzuführen der Epimerzapfen im Mesothorax, im Abdomen der erwähnte Randwulst am Vorderrande der Segmente und vor allem die eigentümliche Ausbildung des Phragmas zwischen Meta- und Mesothorax. Bildung einer Chitinsehne habe ich nur in einem einzigen Falle beobachtet. In der Regel inserieren die Muskeln mit breitem, flachem Ansatze auf der Fläche des Chitins, ohne diese bemerkenswert zu beeinflussen, mögen sie nun senkrecht oder schräg zur betreffenden Skeletplatte verlaufen.

Die Muskelansätze sind namentlich im Abdomen der Nymphe bzw. Larve (Dorsoventralmuskeln) im Chitin durch stärkere Pigmentierung ausgezeichnet; leider geht dies Merkmal durch Behandlung mit Kalilauge ganz oder doch zum größten Teile verloren, so daß man an derartig hergestellten Skeletpräparaten die Insertionspunkte der Muskulatur nicht bestimmen kann, wodurch die exakte Untersuchung sehr erschwert wird.

Die Dicke der Muskeln suchte ich in gegenseitigem Verhältnis durch Bemerkungen wie »kräftig, ziemlich stark, mäßig stark, schwach« zu charakterisieren. Genaue Messungen wurden nicht vorgenommen. Bei der Thoraxmuskulatur war ich außerdem bemüht, durch Aufstellung von sieben Größenklassen, welche mit D_1 bis D_7 bezeichnet sind, die Dicke der Muskeln genauer anzugeben und dadurch der Vorstellung von ihrem topographischen Verhalten und ihrer physiologischen Bedeutung zu Hilfe zu kommen.

In der Form der Muskeln lassen sich folgende Grundtypen unterscheiden:

1) Cylindrische Muskeln mit rundem oder ovalem Querschnitt; dazu gehören die meisten Dorsoventral- und Pleuralmuskeln, sowie die Sternal- und Längsmuskeln des Thorax; die Enden der Muskeln haben zuweilen etwas ungleiche Dicke.

2) Platte Muskeln mit langovalem Querschnitt; zu diesen sind zu rechnen die Längsmuskeln des Abdomens und dessen Dorsoventralmuskeln.

3) Kegelförmige Muskeln; hier sind vor allem anzuführen die Kiemenmuskeln.

Die physiologische Aufgabe der einzelnen Muskeln konnte nur nach ihren Insertionspunkten gedeutet werden, da eine Beobachtung der Muskeltätigkeit am lebenden Objekte fast ganz ausgeschlossen ist.

In den Figuren der Tafeln XXIV und XXV sind die bei der Nymphe atypischen Muskeln durch blaue Linien gekennzeichnet. Die punktierten Ansatzflächen geben die ungefähre Dicke der Muskeln in gegenseitigem Verhältnis an.

Einzelbeschreibung der Muskeln.

A. Abdominalmuskeln.

I. **Centroptilum** sp. nymph.

Achtes Abdominalsegment. *VIIIa.* Keine Tracheenkieme.

(Hierzu Taf. XXIV, Fig. 2 und Taf. XXVI, Fig. 1.)

I. Dorsoventralmuskeln.

1) Musculus dorsoventralis primus, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel *VIIIa* dvm_1.

Dieser dünne, platte, schmale Muskel verbindet die vorderste Kante des Tergits *VIIIa* mit der des Sternits im gleichen Segmente. Die Insertionspunkte liegen sehr weit seitlich, so daß der Muskel sehr kurz ist. Durch seine Contraction wird der vordere Teil des Segmentes in den Randteilen etwas abgeplattet.

2) Musculus dorsoventralis secundus, segmentaler, mittlerer Dorsoventralmuskel *VIIIa* dvm_2.

Der platte, sehr breite Muskel inseriert am Tergit und Sternit in gerader Linie hinter dvm_1 (1.). Er ist sehr stark in einzelne parallel laufende Bündel aufgelockert, die jedoch nicht etwa als selbständige Muskeln anzusehen sind. Als mittlerer Dorsoventralmuskel ist er bezeichnet, weil seine Insertionsstellen in sagittaler Erstreckung (parallel zur Längsachse) seitlich den mittleren Teil von Tergit und Sternit einnehmen. Seine Breite beträgt fast zwei Drittel der Segmentlänge. Die Funktion des Muskels ist für den mittleren (und hinteren) Teil des Segmentes die gleiche wie die von dvm_1 (1.) für den vorderen.

3) Musculus dorsoventralis tertius intersegmentalis, intersegmentaler Dorsoventralmuskel *VIIIa idvm.*

Derselbe verbindet den Vorderrand des Tergits *VIIIa* mit dem Vorderrand des Sternits *IXa.* Seine vordere, dorsale Ansatzstelle liegt hart außen neben dem dorsalen Ansatz von dvm_1 (1.); der Muskel verläuft innen vom mittleren Dorsoventralmuskel (2.) nach hinten an die Vorderkante des Sternits *IXa.* Sein Querschnitt ist etwas größer als der von dvm_1 (1.). Er funktioniert als Dreher des Segmentes *IXa*; bei gleichzeitiger Tätigkeit des linken und rechten Muskels wird das Segment *IXa* nach unten (ventralwärts) geschlagen.

Sämtliche Dorsoventralmuskeln, auch in den folgenden Segmenten, liegen außen von der großen lateralen Längstrachee.

II. Längsmuskeln.

Die Längsmuskeln sind für das vorliegende Thema von untergeordneter Bedeutung, da sie höchstens indirekt zur Kiemenbewegung beitragen können, keinesfalls aber als Bestandteile der Kiemenmuskulatur zu bezeichnen sind. Sie sind unabhängig von den Tracheenkiemen ausgebildet und dienen fast ausschließlich der Schwimmbewegung (Auf- und Abschlagen des Abdomens). Daher wurden sie (bei *Centroptilum*) nicht näher untersucht, weil sie ja für die Morphologie der Kiemenmuskeln nicht in Frage kommen. Um jedoch überhaupt ein Bild von der Längsmuskulatur der Ephemeriden zu geben, ist unten bei *Ephemerella* eine Beschreibung derselben angefügt. Im Thorax von *Centroptilum* wurde sie ebenfalls berücksichtigt. Die Längsmuskeln enthalten einfach und mehrfach intersegmentale Gruppen, welche bei den verschiedenen Gattungen — wegen der gleichen Funktion — große Übereinstimmung zeigen.

Siebentes Abdominalsegment *VIIa.* Tracheenkieme vorhanden.

(Hierzu Taf. XXIV, Fig. 2 und Taf. XXVI, Fig. 1.)

I. Kiemenmuskeln.

4) Musculus branchiosternalis primus, segmentaler, äußerer Kiemenmuskel *VIIa* km_1.

Dieser dünne Muskel liegt außen von allen andern Muskeln desselben Segmentes. Sein dorsaler, sehr spitzer Ansatz befindet sich am hinteren, d. h. unteren Basalrand der Tracheenkieme, gerade unter dem Eintritt der Trachee in diese; dicker werdend geht der Muskel nach unten und vorn mit leichter Neigung nach außen. Sein ventraler Ansatz befindet sich auf dem vorderen Drittel des Sternits in seinem seitlichsten Bezirk. Der Muskel wirkt als direkter Kiemensenker, indem er den hinteren (unteren) Basalrand der Tracheenkieme in das Segment hineinzieht.

5) Musculus branchiosternalis secundus, segmentaler, innerer Kiemenmuskel *VIIa* km_2.

Die Form dieses Muskels ist die gleiche wie von km_1 (4.); er ist etwas stärker. Sein oberer Ansatz liegt hart innen von dem Ansatz des vorgenannten Muskels, innen von der Kiementrachee an dem hinteren (unteren) Basalrand der Tracheenkieme. Er zieht dicker werdend innen von km_1 (4.) zum Sternit und inseriert auf dessen seitlicher Fläche innen neben km_1 (4.) im vorderen Drittel des Segmentes. Er ist ebenso wie der voraufgehende Muskel (4.) ein direkter Senker der Tracheenkieme.

II. Dorsoventralmuskeln.

6) Musculus dorsoventralis primus, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel *VIIa* dvm_1.

Dieser Muskel entspricht dem vorderen Dorsoventralmuskel im achten Segmente, doch ist er stärker ausgebildet; er verbindet den Vorderrand des Tergits *VIIa* mit dem Vorderrand des Sternits *VIIa*. Er ist platt und ziemlich breit; er inseriert an dem einwärts gebogenen Vorderteil des Segmentes. Seine Tätigkeit plattet das Segment in dorsoventraler Richtung ab.

7) Musculus dorsoventralis secundus, segmentaler, mittlerer Dorsoventralmuskel *VIIa* dvm_2.

Der platte Muskel inseriert dorsal wie ventral geradlinig hinter dvm_1 (6.); seine langgestreckter schmaler Querschnitt nimmt seitlich das mittlere Drittel der Segmentlänge ein. Seine Hinterkante läuft ein kleines Stück vor dem zur Längsachse des Abdomens quergestellten Teil der Kiementrachee nach unten. Die Funktion des Muskels gleicht der des ersten Dorsoventralmuskels (6.), doch ist sie natürlich kräftiger; inwieweit der Muskel für die Bewegung der Tracheenkieme in Frage kommt, siehe unten.

8) Musculus dorsoventralis tertius intersegmentalis, intersegmentaler Dorsoventralmuskel *VIIa idvm*.

Die vordere, dorsale Insertion des mäßig starken Muskels befindet sich am seitlichen Vorderrand des Tergits *VIIa* außen neben dem dorsalen Ansatz von dvm_1 (6.); er geht innen vom dvm_2 (7.) an den Vorderrand des Sternits *VIIIa*, wo er unmittelbar vor dem ventralen Ansatz des vorderen Dorsoventralmuskels (*VIIIa* dvm_2 [1.]) inseriert; er besitzt die gleiche Stärke wie der vordere Dorsoventralmuskel (*VIIa* dvm_1 [6.]). Seine Funktion stimmt überein mit der des intersegmentalen Dorsoventralmuskels (3.) in *VIIIa*, doch ist sie wichtiger als diese, da der bewegte Teil des Abdomens von Segment zu Segment größer wird; aus diesem Grunde ist der Muskel hier stärker ausgebildet als in dem Segment *VIIIa*.

Die Aufwärtsbewegung der Kiemen erfolgt bei *Centroptilum* wenigstens teilweise durch Elasticität der Gelenkbildung. Direkte Kiemenheber sind nicht vorhanden. Daß eine Partie der Längsmuskeln vielleicht als indirekte Kiemensenker in Tätigkeit treten kann, wird unten bei *Ephemerella* näher erörtert werden. Die Dorsoventralmuskeln, insbesondere der mittlere, kommen wohl als indirekte Heber der Kiemen in Betracht, indem durch den mittleren Dorsoventralmuskel der seitliche Hinterrand des Tergits und damit der vordere Basalrand der Tracheenkieme etwas nach unten gezogen wird, so daß die Kieme emporschlägt. Das (ventralwärts) unter der Kiemenbasis gelegene Chitin wird beim Niederschlagen der Kieme zusammengedrückt in flache Falten, welche beim Nachlassen der Muskeltätigkeit die Kieme durch ihre Elasticität heben. Außerdem spielt beim Emporschlagen der Kieme auch wohl die beim Niederschlagen entstehende Biegung der Kiementrachee eine, wenn auch kleine, Rolle. Das Vorhandensein einer antagonistischen Elasticitätswirkung geht daraus hervor, daß bei abgetöteten Tieren in den weitaus allermeisten Fällen die Kiemen (nach Erschlaffung der Muskeln) empor gerichtet sind.

Sechstes bis erstes Abdominalsegment. *VIa—Ia.* An allen sechs Segmenten sind Tracheenkiemen vorhanden.

Die Kiemen- und Dorsoventralmuskeln bieten gegenüber den im Segment *VIIa* beschriebenen nach Form und Funktion nichts Neues, nur sind die Muskeln, da die Segmente seitlich in dorsoventraler Richtung nach vorn hin etwas höher werden, ein wenig länger; auch ihr Querschnitt ist etwas größer als in *VIIa*.

Der schwächste Muskel ist in allen Segmenten der äußere Kiemenmuskel; dann folgt der innere; der Querschnitt der beiden ist rund-oval; dorsal laufen sie spitz zu; besondere Chitinbildungen an den Ansatzstellen sind nicht vorhanden.

Weit stärker sind die platten Dorsoventralmuskeln, die auf den Flächen von Tergit und Sternit inserieren. Die Querschnitte beider segmentaler Muskeln werden einander fast gleich; der intersegmentale Dorsoventralmuskel bleibt mäßig stark, doch zeigt er stets eine gute Ausbildung.

Der Vollständigkeit halber seien die Kiemen- und Dorsoventralmuskeln der sechs ersten Hinterleibssegmente aufgezählt, auch um dadurch äußerlich ein Bild zu geben von der großen Übereinstimmung und Gleichheit der Muskulatur in den einzelnen Segmenten.

Sechstes Abdominalsegment *VIa.*

9) Musculus branchiosternalis primus, segmentaler, äußerer Kiemenmuskel $VIa\ km_1$.

10) Musculus branchiosternalis secundus, segmentaler, innerer Kiemenmuskel $VIa\ km_2$.

11) Musculus dorsoventralis primus, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel $VIa\ dvm_1$.

12) Musculus dorsoventralis secundus, segmentaler, mittlerer Dorsoventralmuskel *VIa* dvm_2.

13) Musculus dorsoventralis tertius intersegmentalis, intersegmentaler Dorsoventralmuskel *VIa idvm*.

Fünftes Abdominalsegment *Va*.

14) Musculus branchiosternalis primus, segmentaler, äußerer Kiemenmuskel *Va* km_1.

15) Musculus branchiosternalis secundus, segmentaler, innerer Kiemenmuskel *Va* km_2.

16) Musculus dorsoventralis primus, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel *Va* dvm_1.

17) Musculus dorsoventralis secundus, segmentaler, mittlerer Dorsoventralmuskel *Va* dvm_2.

18) Musculus dorsoventralis tertius intersegmentalis, intersegmentaler Dorsoventralmuskel *Va idvm*.

Viertes Abdominalsegment *IVa*.

19) Musculus branchiosternalis primus, segmentaler, äußerer Kiemenmuskel *IVa* km_1.

20) Musculus branchiosternalis secundus, segmentaler, innerer Kiemenmuskel *IVa* km_2.

21) Musculus dorsoventralis primus, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel *IVa* dvm_1.

22) Musculus dorsoventralis secundus, segmentaler, mittlerer Dorsoventralmuskel *IVa* dvm_2.

23) Musculus dorsoventralis tertius intersegmentalis, intersegmentaler Dorsoventralmuskel *IVa idvm*.

Drittes Abdominalsegment *IIIa*.

24) Musculus branchiosternalis primus, segmentaler, äußerer Kiemenmuskel *IIIa* km_1.

25) Musculus branchiosternalis secundus, segmentaler, innerer Kiemenmuskel *IIIa* km_2.

26) Musculus dorsoventralis primus, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel *IIIa* dvm_1.

27) Musculus dorsoventralis secundus, segmentaler, mittlerer Dorsoventralmuskel *IIIa* dvm_2.

28) Musculus dorsoventralis tertius intersegmentalis, intersegmentaler Dorsoventralmuskel *IIIa idvm*.

Zweites Abdominalsegment *IIa* (siehe Taf. XXV, Fig. 1).

29) Musculus branchiosternalis primus, segmentaler, äußerer Kiemenmuskel *IIa* km_1.

30) Musculus branchiosternalis secundus, segmentaler, innerer Kiemenmuskel *IIa* km_2.

31) Musculus dorsoventralis primus, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel *IIa* dvm_1.

32) Musculus dorsoventralis secundus, segmentaler, mittlerer Dorsoventralmuskel *IIa* dvm_2.

33) Musculus dorsoventralis tertius intersegmentalis, intersegmentaler Dorsoventralmuskel *IIa idvm*.

Erstes Abdominalsegment *Ia* (siehe Taf. XXV, Fig. 1).

34) Musculus branchiosternalis primus, segmentaler, äußerer Kiemenmuskel *Ia* km_1.

35) Musculus branchiosternalis secundus, segmentaler, innerer Kiemenmuskel *Ia* km_2.

36) Musculus dorsoventralis primus, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel *Ia* dvm_1.

37) Musculus dorsoventralis secundus, segmentaler, mittlerer Dorsoventralmuskel *Ia* dvm_2.

38) Musculus dorsoventralis tertius intersegmentalis, intersegmentaler Dorsoventralmuskel *idvm*.

II. Ephemerella sp. nymph.

Achtes Abdominalsegment *VIIIa*. Keine Tracheenkieme.

(Hierzu Taf. XXIV, Fig. 1, Taf. XXVI, Fig. 4 und Textfig. 7.)

I. Dorsoventralmuskeln.

1) Musculus dorsoventralis primus, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel *VIIIa* dvm_1.

Der im Querschnitt nur schwache Muskel verbindet die vorderste Kante des Tergits *VIIIa* mit der vordersten Kante des Sternits im gleichen Segmente. Beide Ansätze befinden sich hart am Übergange des vorderen Segmentrandes in die Intersegmentalhaut; besondere Chitinbildungen sind an den Ansatzstellen nicht vorhanden. Durch die Contraction dieses Muskels wird das Segment vorn seitlich abgeflacht.

2) Musculus dorsoventralis secundus, segmentaler, mittlerer Dorsoventralmuskel *VIIIa* dvm_2.

Dieser Muskel zeigt, während er in der Richtung der segmentalen

Längsachse sehr breit ist, einen schmalen, langovalen Querschnitt, der auf einem Sagittalschnitt das mittlere Drittel des Segmentes ausfüllt. Die Ansatzstellen am Tergit *VIIIa* bzw. Sternit *VIIIa*, welche in gerader Richtung hinter den Insertionen des vorderen Dorsoventralmuskels (1) liegen, sind ohne Besonderheiten. Der Muskel besitzt ein lockeres Gefüge aus einzelnen, dünnen, parallelfaserigen Bündeln, die aber nicht zu selbständigen Muskeln differenziert sind. Seine Funktion ist wie die von dvm_1 (1), jedoch entsprechend seiner Ausbildung bedeutend kräftiger.

3) Musculus dorsoventralis tertius intersegmentalis, intersegmentaler Dorsoventralmuskel *idvm*.

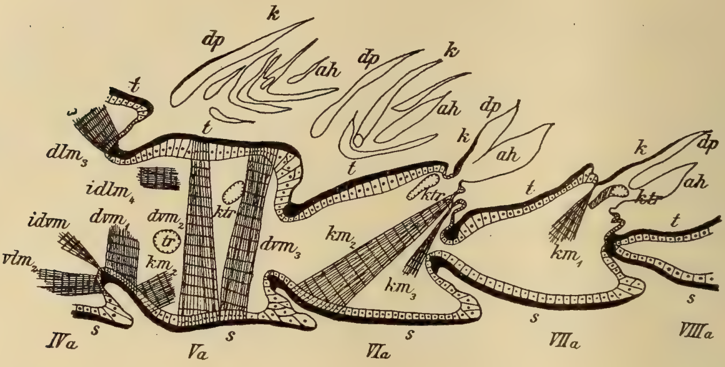
Der ziemlich kräftige Muskel geht von dem Randwulst des Tergits *VIIIa* zu dem Randwulst des Sternits *IXa*. Der dorsale, vordere Ansatz befindet sich hart außen neben dem dorsalen Ansatz des dvm_1 (1); der Muskel verläuft innen von dvm_2 (2) schräg nach unten; sein ventraler Ansatz ist unmittelbar vor dem unteren Ansatz des auch im neunten Segment vorhandenen vorderen Dorsoventralmuskels. Bei gleichzeitiger Tätigkeit des linken und rechten Muskels wird das Sternit *IXa* in das Segment *VIIIa* hineingezogen, der hintere Teil des Abdomens also nach unten geschlagen; bei der Funktion nur des einen Muskels wird das Segment *IXa* ein wenig um seine Längsachse gedreht. Von Bedeutung ist der Muskel für die kräftigen Schwimmbewegungen der Larve zusammen mit den Längsmuskeln.

II. Längsmuskeln.

Sowohl in der ventralen wie dorsalen Längsmuskulatur sind einfach und mehrfach intersegmentale Muskeln vorhanden. Da, obwohl ja die Längsmuskulatur für das engere Ziel der vorliegenden Arbeit von keinem Gewicht ist, doch eine Darstellung dieser Muskelkategorie aus der Familie der Ephemeriden von allgemeinerem Interesse sein dürfte, habe ich dieselbe wenigstens bei dieser Form näher berücksichtigt. Ich erachte es aber für zweckmäßig, da die mehrfach intersegmentalen Muskeln zum Teil vom Thorax aus durch viele Segmente hindurch tief in das Abdomen hineingehen, die Längsmuskeln nicht bei den einzelnen Segmenten zu beschreiben, sondern die gesamte Längsmuskulatur am Schlusse dieses Abschnittes (Einzelbeschreibung der Muskeln) im Zusammenhange zu behandeln. Diese Anordnung wird auch dadurch begründet, daß die Funktion der Längsmuskulatur, die Schwimmbewegung der Larve und Nymphe, eine durchaus einheitliche ist.

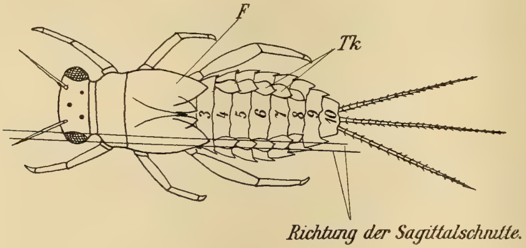
Siebentes Abdominalsegment *VIIa.* Tracheenkieme vorhanden.

(Hierzu Taf. XXIV. Fig. 1, Taf. XXVI, Fig. 4 und Textfig. 15.)



Textfig. 15.

Teil eines Sagittalschnittes durch das Abdomen von *Ephemerella* sp. nymph., linke Seite. Da der Schnitt — parallel zur Längsachse — wegen der Form des Abdomens — siehe Textfig. 16 — die einzelnen Segmente verhältnismäßig in ungleichem Abstande von der Medianebene getroffen hat, zeigen die einzelnen Segmente verschiedene Muskeln. Vergr. 60. *t*, Tergit; *s*, Sternit; *k*, Tracheenkieme; *dp*, Deckplatte; *ah*, Anhänge derselben; *ktr*, Kiementrachee; *tr*, Trachee; km_1, km_2, km_3, vorderer, mittlerer, hinterer Kiemenmuskel (E 4, 12, 13, 19); dvm_1, dvm_2, dvm_3, vorderer, mittlerer, hinterer Dorsoventralmuskel (E 21, 22, 23); *idvm*, intersegmentaler Dorsoventralmuskel (E 31); dlm_3, äußerer einfach intersegmentaler dorsaler Längsmuskel (E 103); $idlm_4$, mehrfach intersegmentaler dorsaler Längsmuskel (E 119); vlm_2, äußerer segmentaler ventraler Längsmuskel (E 135).



Textfig. 16.

Ansicht einer Nymphe von *Ephemerella* von oben, um die Schnittrichtung zu zeigen. Vergr. etwa 6. *F*, Flügelaussackungen; *Tk*, Tracheenkiemen; *3—10*, drittes bis zehntes Abdominalsegment.

I. Kiemenmuskeln.

4) Musculus branchiosternalis primus, segmentaler, vorderer, äußerer Kiemenmuskel $VIIa\ km_1$.

Vom Inneren des Segmentes aus gerechnet liegt dieser nicht gerade schwache Muskel am weitesten nach außen von allen andern. Sein oberer, sehr spitzer Ansatz befindet sich an dem vorderen Basalrande der Tracheenkieme außen von der Kiementrachee, etwas höher als deren Eintrittsstelle in die Kieme. Allmählich breiter werdend geht der Muskel schräg nach unten und vorn mit schwacher Neigung nach außen. Sein ventraler Ansatz findet sich im zweiten Drittel des Segmentes außen vom mittleren Dorsoventralmuskel (siehe unten) auf dem seitlichsten Teile des Sternits *VIIa*. Der Muskel zieht den vorderen Basalrand der Tracheenkieme nach unten und hebt die Kieme dadurch empor.

5) Musculus branchiosternalis secundus, segmentaler, mittlerer Kiemenmuskel *VIIa* km_2.

Der ziemlich kräftige Muskel inseriert spitz zulaufend an dem hinteren Basalrand der Tracheenkieme, geht schräg nach unten und vorn unter der »Quertrachee« (= Kiementrachee) hindurch, kreuzt sich in seinem unteren Ende mit dem steiler verlaufenden Kiemenmuskel km_1 (4) und endigt mit ziemlich großem Ansatz auf dem vorderen, schräg nach oben sich aufbiegenden Drittel des Sternits. Als mittlerer Kiemenmuskel ist er bezeichnet nach Lage seines oberen Ansatzes; dieser liegt innen von der Kiementrachee zwischen den Insertionen der beiden übrigen Kiemenmuskeln, der ventrale Ansatz innen von Kiemenmuskel km_1 (4), außen von den Dorsoventralmuskeln. Der Muskel ist ein direkter Senker der Kieme, indem er den hinteren Basalrand der Tracheenkieme in das Segment hineinzieht, so daß dadurch das distale Ende der Kieme nach unten bewegt wird; als Drehungsachse kann dabei wahrscheinlich die Quertrachee angesehen werden.

6) Musculus branchiosternalis tertius, segmentaler, hinterer Kiemenmuskel *VIIa* km_3.

Der obere Ansatz dieses mäßig starken Muskels liegt — sehr spitz — hinter und etwas unter dem des vorgenannten Muskels km_2 (5), nicht unmittelbar an der Tracheenkieme selbst, sondern an der nach innen — in das Segment hinein — scharf ausgezogenen mittleren Grenze der beiden hinteren (= unteren) Gelenkfalten der Tracheenkieme (s. oben). Der Muskel steht bedeutend steiler als km_2 (5) und ist viel schwächer, wird nach unten zu nicht sehr breit und endigt auf der seitlichen Fläche des Sternits *VIIa* im Beginn des letzten Drittels desselben, außerhalb der Dorsoventralmuskeln, in gerader Linie hinter dem ventralen Ansatz von km_2 (5). Seine Contraction unterstützt die Wirkung des mittleren Kiemenmuskels (5).

Besondere Chitinbildungen sind an den Ansatzstellen der Kiemenmuskeln nicht vorhanden.

II. Dorsoventralmuskeln.

7) Musculus dorsoventralis primus, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel *VIIa* dvm_1.

Dieser Muskel entspricht durchaus dem Dorsoventralmuskel dvm_1(1) im Segment *VIIIa*, nur ist er hier etwas kräftiger entwickelt. Er liegt innen von sämtlichen Kiemenmuskeln. Der wie alle abdominalen Dorsoventralmuskeln platte Muskel geht von der vordersten Kante des Tergits *VIIa* zum Sternit *VIIa*; er inseriert an dessen vorderem Randwulst ein wenig schräg vor dem Ansatz des Kiemenmuskels km_2 (5). Er plattet das Segment in seinem seitlich-vorderen Teile ab.

8) Musculus dorsoventralis secundus, segmentaler, mittlerer Dorsoventralmuskel *VIIa* dvm_2.

Derselbe ist breit und platt und verbindet im mittleren Drittel des Segmentes das Tergit mit dem Sternit. Die hintere Kante seines dorsalen Ansatzes liegt vor der Quertrachee, welche Kieme und Längstrachee verbindet. Sein Verlauf ist sehr steil, fast senkrecht zur ventralen Fläche, nur mit einer kleinen Neigung nach hinten. Der Muskel ist schmaler als der dvm_2 (2) im Segment *VIIIa*, seine Funktion entspricht der des letzteren. Sein ventraler Ansatz liegt hart innen von den unteren Ansätzen der Kiemenmuskeln.

9) Musculus dorsoventralis tertius, segmentaler, hinterer Dorsoventralmuskel *VIIa* dvm_3.

Der Muskel ist mittelkräftig, in gleicher Sagittalebene mit dem vorstehenden Muskel dvm_2 (8). Sein Ansatz am Tergit liegt hinter der Quertrachee, geradlinig hinter dem des Muskels dvm_2 (8); er verläuft hart hinter der genannten Trachee steil nach unten, sich dabei dem mittleren Dorsoventralmuskel (8) nähernd; sein ventraler Ansatz liegt unmittelbar hinter dem von dvm_2 (8). Sehr nahe außen von dvm_3 (9) verläuft der hintere Kiemenmuskel (6). Die Funktion des in Rede stehenden Muskels unterstützt die der übrigen Dorsoventralmuskeln, doch hat seine Contraction durch Herabziehen der dorsalen Hinterkante des Segmentes indirekt Einfluß auf die Bewegung der Tracheenkieme, in der Art, daß dadurch die Wirkung des ersten Kiemenmuskels km_1 (4) indirekt unterstützt und die Kieme gehoben wird.

10) Musculus dorsoventralis quartus intersegmentalis, intersegmentaler Dorsoventralmuskel *VIIa idvm*.

Dieser ziemlich kräftige Muskel verbindet die Vorderkante des Tergits *VIIa* mit der Vorderkante des Sternits *VIIIa*. Sein Ansatz am Tergit befindet sich hart außen neben dem des vorderen Dorsoventralmuskels (7); der Muskel verläuft schräg nach hinten unter der Quertrachee durch innen von den Dorsoventralmuskeln dvm_2 und dvm_3 (8, 9) zum Vorderrand des Sternits *VIIIa*. Hier inseriert er am Randwulst vor dem ventralen Ansatz von dvm_1 (1) des achten Segmentes.

Seine Funktion ist die gleiche wie die des *idvm* (3) im Segment *VIIIa*: er biegt das Abdomen nach unten bzw. bei einseitiger Tätigkeit dreht er das achte und damit die folgenden Segmente um ihre Längsachse.

Auch an den Ansatzstellen der Dorsoventralmuskeln finden sich keine besonderen Chitinbildungen. Die Muskeln inserieren einfach auf der Fläche des Tergits bzw. Sternits; eine geringe Ausnahme macht nur der intersegmentale Dorsoventralmuskel, welcher an der Randverdickung der Segmente ansetzt.

Sechstes bis drittes Abdominalsegment. *VIa—IIIa.* Alle vier Segmente besitzen Tracheenkiemen.

I. Kiemen- und Dorsoventralmuskeln.

Weder Kiemen- noch Dorsoventralmuskeln bieten gegenüber den Muskeln des siebenten Segmentes etwas Neues, wie nicht an Zahl, so auch nicht an Anordnung, wenn man von der etwas wechselnden Dicke als nebensächlich absieht. Daher ist in diesen vier Segmenten eine Beschreibung der einzelnen Muskeln überflüssig, und ich gebe nur der Vollständigkeit halber eine einfache Aufzählung.

Über die Ausbildung der Muskeln kann allgemein folgendes gelten: Von den Kiemenmuskeln ist der dritte der schwächste, dann kommt der erste; der mittlere ist der stärkste. Die Dorsoventralmuskeln sind fast gleich stark entwickelt, der vordere ist manchmal etwas schwächer. Der intersegmentale Dorsoventralmuskel ist bei seiner Wichtigkeit für die intersegmentale Festigung des Abdomens stets gut ausgebildet.

Zu allen Segmenten Taf. XXIV, Fig. 1.

Sechstes Abdominalsegment *VIa.*

(Textfig. 5 und 15.)

11) Musculus branchiosternalis primus, segmentaler, vorderer, äußerer Kiemenmuskel *VIa* km_1.

12) Musculus branchiosternalis secundus, segmentaler, mittlerer Kiemenmuskel *VIa* km_2.

13) Musculus branchiosternalis tertius, segmentaler, vorderer Kiemenmuskel *VIa* km_3.

14) Musculus dorsoventralis primus, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel *VIa* dvm_1.

15) Musculus dorsoventralis secundus, segmentaler, mittlerer Dorsoventralmuskel *VIa* dvm_2.

16) Musculus dorsoventralis tertius, segmentaler, hinterer Dorsoventralmuskel *VIa* dvm_3.

17) Musculus dorsoventralis quartus intersegmentalis, intersegmentaler Dorsoventralmuskel *VIa idvm.*

Fünftes Abdominalsegment *Va.*

(Textfig. 15.)

18) Musculus branchiosternalis primus, segmentaler, vorderer, äußerer Kiemenmuskel *Va* km_1.

19) Musculus branchiosternalis secundus, segmentaler, mittlerer Kiemenmuskel *Va* km_2.

20) Musculus branchiosternalis tertius, segmentaler, hinterer Kiemenmuskel *Va* km_3.

21) Musculus dorsoventralis primus, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel *Va* dvm_1.

22) Musculus dorsoventralis secundus, segmentaler, mittlerer Dorsoventralmuskel *Va* dvm_2.

23) Musculus dorsoventralis tertius, segmentaler, hinterer Dorsoventralmuskel *Va* dvm_3.

24) Musculus dorsoventralis quartus intersegmentalis, intersegmentaler Dorsoventralmuskel *Va idvm.*

Viertes Abdominalsegment *IVa.*

25) Musculus branchiosternalis primus, segmentaler, vorderer, äußerer Kiemenmuskel *IVa* km_1.

26) Musculus branchiosternalis secundus, segmentaler, mittlerer Kiemenmuskel *IVa* km_2.

27) Musculus branchiosternalis tertius, segmentaler, hinterer Kiemenmuskel *IVa* km_3.

28) Musculus dorsoventralis primus, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel *IVa* dvm_1.

29) Musculus dorsoventralis secundus, segmentaler, mittlerer Dorsoventralmuskel *IVa* dvm_2.

30) Musculus dorsoventralis tertius, segmentaler, hinterer Dorsoventralmuskel *IVa* dvm_3.

31) Musculus dorsoventralis quartus intersegmentalis, intersegmentaler Dorsoventralmuskel *IVa idvm.*

Drittes Abdominalsegment *IIIa.*

32) Musculus branchiosternalis primus, segmentaler, vorderer, äußerer Kiemenmuskel *IIIa* km_1.

33) Musculus branchiosternalis secundus, segmentaler, mittlerer Kiemenmuskel *IIIa* km_2.

34) Musculus branchiosternalis tertius, segmentaler, hinterer Kiemenmuskel *IIIa* km_3.

35) Musculus dorsoventralis primus, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel *IIIa* dvm_1.

36) Musculus dorsoventralis secundus, segmentaler, mittlerer Dorsoventralmuskel *IIIa* dvm_2.

37) Musculus dorsoventralis tertius, segmentaler, hinterer Dorsoventralmuskel *IIIa* dvm_3.

38) Musculus dorsoventralis quartus intersegmentalis, intersegmentaler Dorsoventralmuskel *IIIa idvm*.

Zweites Abdominalsegment *IIa*. Keine Tracheenkieme.

(Hierzu Taf. XXIV, Fig. 1 und Taf. XXVI, Fig. 5.)

Mit dem Fehlen der Tracheenkieme ist in diesem Segmente wieder eine Vereinfachung der Muskulatur eingetreten, welche jedoch nicht so weit geht wie im achten Abdominalsegment. Von den drei Kiemenmuskeln der beschriebenen Segmente ist keine Spur mehr nachzuweisen; sie fehlen vollständig. Ob sie jemals vorhanden waren oder mit andern Worten, ob das zweite Abdominalsegment ehemals Tracheenkiemen besessen hat, wird weiter unten erörtert werden.

Dorsoventralmuskeln.

39) Musculus dorsoventralis primus, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel *IIa* dvm_1.

Über diesen Muskel ist nichts Besonderes zu sagen; nur sein ventraler Ansatz erscheint wohl ein wenig mehr nach hinten gerückt im Vergleich zu dem entsprechenden Muskel der andern Abdominalsegmente.

40) Musculus dorsoventralis secundus, segmentaler, mittlerer Dorsoventralmuskel *IIa* dvm_2.

Dieser Muskel ist hier etwas schmaler als in den übrigen Segmenten, sonst zeigt er keine Abweichungen.

41) Musculus dorsoventralis tertius, segmentaler, hinterer Dorsoventralmuskel *IIa* dvm_3.

Dieser Muskel ist hier in gleicher Stärke ausgebildet, wie der voraufgehende (40). Von diesem ist er nicht so scharf gesondert als in den Segmenten, welche Tracheenkiemen tragen. Das ist darauf zurückzuführen, daß die beiden Muskeln wegen Fehlens der Tracheenkieme nicht mehr durch die Kiementrachee getrennt werden. Der dorsale

Ansatz ist von dem hinteren Teile des Tergits *IIa* weiter nach vorn gerückt; nach unten konvergiert der Muskel stark mit dem dvm_2 (40), so daß die ventralen Ansätze der beiden Muskeln nicht mehr oder kaum zu trennen sind und mit ihrer schmalen Kante ineinander fließen. Der fast gemeinsam erscheinende ventrale Ansatz befindet sich im mittleren Drittel des Segmentes auf der seitlichen Fläche des Sternits *IIa*.

42) Musculus dorsoventralis quartus intersegmentalis, intersegmentaler Dorsoventralmuskel *IIa idvm*.

Der Muskel ist ausgebildet wie in den übrigen Segmenten.

Erstes Abdominalsegment *Ia*. Eine Tracheenkieme fehlt.

(Taf. XXIV, Fig. 1).

Dorsoventralmuskeln. (Kiemenmuskeln fehlen.)

43) Musculus dorsoventralis primus, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel *Ia* dvm_1.

Wie in den andern Segmenten; nur ist der Querschnitt des Muskels schwächer. Überhaupt sind wegen der Verkürzung und Zusammendrängung des Segmentes *Ia* infolge seines Anschlusses an den Thorax die Muskeln kürzer und gedrängter als im übrigen Abdomen.

44) Musculi dorsoventralis secundi ramus primus et secundus, segmentaler, zweiteiliger, mittlerer Dorsoventralmuskel *Ia* dvm_2a und *b*.

Dieser Muskel spaltet sich — bei verschiedenen Individuen deutlich oder undeutlich — nach oben in zwei Äste. Der ventrale Ansatz des platten breiten Muskels ist in das vordere Drittel des Segmentes verschoben. Mit starker Neigung nach hinten verläuft der Muskel zum Tergit *Ia*. Hier inseriert er entweder in einem Ansatz, oder es sind zwei hintereinander liegende, allerdings nur wenig getrennte Insertionsstellen vorhanden. Die Spaltung des Muskels wird nicht durch eine Trachee verursacht.

45) Musculus dorsoventralis tertius intersegmentalis, intersegmentaler Dorsoventralmuskel *Ia idvm*.

Der kräftige Muskel inseriert und verläuft wie in den andern Segmenten des Abdomens.

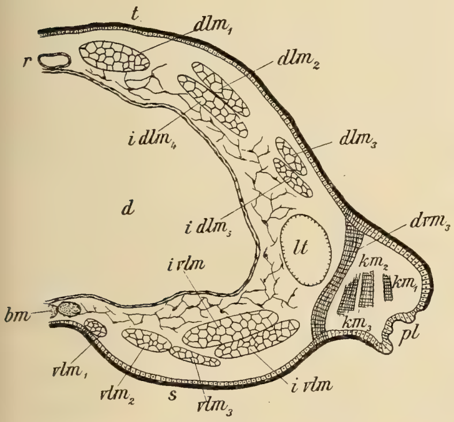
Variation der Kiemenmuskeln.

Als eine auffallende Erscheinung ist hervorzuheben, daß in einem einzelnen Falle das Fehlen des vorderen, äußeren Kiemenmuskels bei der Nymphe von *Ephemerella* konstatiert wurde, und zwar im siebenten Abdominalsegment. Während in den übrigen kiementragenden Segmenten (*IIIa—VIa*) die drei beschriebenen Kiemenmuskeln recht gut ausgebildet erschienen, waren im siebenten Abdominalsegment jederseits nur zwei, deutlich voneinander gesonderte Muskeln zu finden, die ihrem oberen Ansatz nach als Senker der Kiemen anzusehen sind. Jedenfalls inseriert der vordere Kiemenmuskel, falls er doch vorhanden ist und nur wegen seines engen Anschlusses an die andern Muskeln nicht als selbständiger Muskel unterschieden werden kann, was aber ausgeschlossen sein dürfte, nicht am vorderen Basalrande der Kieme wie in den übrigen Segmenten.

III. **Ephemerella ignita** imag. ♂.

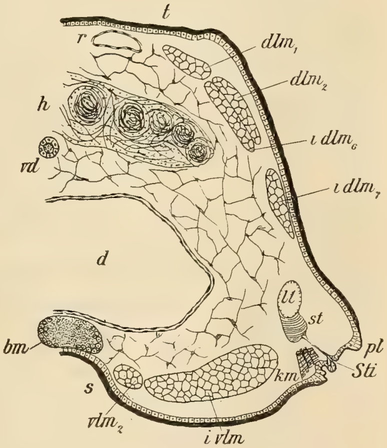
(Textfig. 17 und 18.)

Die Abdominalmuskulatur wurde auch bei der Imago untersucht, und zwar im einzelnen bei *Ephemerella ignita*. Insbesondere waren es zwei Fragen, welche zu dieser Untersuchung hindrängten:



Textfig. 17.

Rechte Hälfte eines Querschnittes durch den hinteren Teil des 5. Abdominalsegmentes von *Ephemerella ignita* ♂ imag. Vergr. 100.



Textfig. 18.

Rechte Hälfte eines Qerschnittes durch den vorderen Teil des 7. Abdominalsegmentes von *Ephemerella ignita* ♂ imag. Vergr. 100.

t, Tergit; *pl*, Pleura; *s*, Sternit; *Sti*, Stigma; *st*, Anfangstrachee desselben; *lt*, Längstrachee; *d*, Darm; *r*, Rückengefäß; *h*, Hoden; *vd*, Vas deferens; *bm*, Bauchmark; dvm_3, hinterer Dorsoventralmuskel (E 23); *km*, Kiemenmuskeln; km_1, vorderer (E 18), km_2, mittlerer (E 19), km_3, hinterer (E 20) Kiemenmuskel; dlm_1, innerer einfach intersegmentaler dorsaler Längsmuskel (E 98, 92); dlm_2, mittlerer (E 99, 93), dlm_3, äußerer (E 100) einfach intersegmentaler dorsaler Längsmuskel; $idlm_{4, 5, 6, 7}$, mehrfach intersegmentaler dorsaler Längsmuskel (E 119, 120, 121, 122); vlm_1, innerer (E 131), vlm_2, mittlerer (E 132, 126), vlm_3, äußerer (E 133) einfach intersegmentaler ventraler Längsmuskel; *ivlm*, vielfach intersegmentaler ventraler Längsmuskel (E 145), der am Hinterrande eines jeden Segmentes sich spaltet (Textfig. 17. Der untere Teil geht an den Vorderrand von *VIa*).

1) Sind die Kiemenmuskeln auch bei der Imago vorhanden, trotzdem die Tracheenkiemen abgeworfen sind?

2) Stehen diese Muskeln, falls sie vorhanden sind, zu irgendwelchen Organen des Abdomens, insbesondere zu den Stigmen in direkten Beziehungen?

Ferner wurde die Beschreibung der Längsmuskulatur wesentlich gefördert durch Vergleichung der Nymphe mit der Imago, da bei letzterer die Verhältnisse oft klarer hervortreten. Unterschiede zwischen den nymphalen und imaginalen Muskeln sind bei Ephemeriden als hemimetabolen Tieren nicht vorhanden, doch bedurfte das Verhalten der Kiemenmuskeln, die doch spezifischen Larvenorganen angehören, der Aufklärung. Es ergab sich folgendes Resultat:

Die erste der obigen Fragen muß bejaht, die zweite verneint werden. Die »Kiemenmuskeln« sind auch bei der Imago noch vorhanden. In ihrem anatomischen wie histologischen Zustande ist keine Veränderung gegenüber der Nymphe nachzuweisen. Die Muskeln verlaufen in gleicher Anordnung wie bei der Nymphe von der Ansatzstelle der Tracheenkieme schräg nach vorn und unten; sie gehen unter der Anfangstrachee des Stigmas hindurch und inserieren wie bei der Nymphe, und zwar, wie sich hier, wo Sternum, Pleura und Tergit klar gesondert sind, deutlich ergibt, am äußersten Seitenrande des Sternites vor dem zugehörigen Stigma.

Zu den Stigmen (oder einem sonstigen Organe) stehen die »Kiemenmuskeln« in keiner direkten Beziehung, wie aus ihrer Insertion am Sternite klar hervorgeht, höchstens könnten sie vielleicht als indirekte Atemmuskeln funktionieren, allerdings kaum durch Contrahieren des Segmentes wie die Dorsoventralmuskeln, eher als indirekte Stigmenschließer durch schwaches Zusammendrücken der dünnhäutigen Pleuren.

Das hier von den Kiemenmuskeln der *Ephemerella ignita* Gesagte gilt auch von den andern Ephemeriden.

Die abdominale Dorsoventralmuskulatur erhält als Atemmuskulatur bei der Imago gegenüber ihrer Funktion bei der Nymphe erhöhte Bedeutung. Die Stigmen liegen vor dem mittleren Dorsoventralmuskel in etwas wechselnder Entfernung von dem vorderen. Die Funktion der Muskeln besteht darin, durch Verengern des Abdomens ein Zusammenpressen der lateralen Längstrachee, welche unmittelbar innen an ihnen vorbeizieht, zu erzielen und dadurch eine Luftbewegung in derselben; auch dürfte vielleicht durch starke Contraction ein Verschluß der Stigmen bewirkt werden.

IV. Nymphen von Baëtis, Oligoneuria, Ecdyurus, Habrophlebia.

Schon bei oberflächlicher Vergleichung von *Centroptilum* und *Ephemerella* springt der Unterschied der abdominalen Muskulatur ins

Auge. Es gibt nun zwischen diesen beiden Formen vermittelnde Typen der Muskulatur, die kurz erläutert werden sollen.

Denselben Typus wie *Centroptilum* zeigen die beiden Gattungen *Baëtis* und *Oligoneuria*: zwei direkte Kiemenmuskeln (Senker), zwei segmentale Dorsoventralmuskeln.

Etwas abweichend davon verhält sich *Ecdyurus*. Diese Gattung besitzt auch zwei direkte Kiemenmuskeln (Senker), aber es ist ein dritter segmentaler Dorsoventralmuskel vorhanden. Dieser dünne, schmale Muskel (Taf. XXVI, Fig. 2) inseriert am Sternit unmittelbar hinter dem unteren Ansatz des mittleren, segmentalen Dorsoventralmuskels, so daß die beiden Ansatzstellen fast ineinander fließen; dorsalwärts entfernt sich der hintere Dorsoventralmuskel ein wenig von dem mittleren, um hinter der Kiementrachee, diese straff berührend, an das Tergit zu gehen. Sein dorsaler Ansatz ist nur wenig hinter dem des mittleren Dorsoventralmuskels; dieser verläuft vor der Kiementrachee (wie bei *Ephemerella*). Der dritte segmentale Dorsoventralmuskel ist auch hier ein indirekter Kiemenheber: er zieht den seitlichen Hinterrand des Tergits nach unten; dadurch wird der vordere Basalrand der Tracheenkieme etwas nach unten gedrückt und die Kieme emporgehoben; entsprechend der schwachen Ausbildung des Muskels ist jedenfalls seine Wirkung nicht sehr bedeutend.

Wie im letzgenannten Falle, so sind auch bei *Habrophlebia* (Taf. XXIV, Fig. 3, Taf. XXVI, Fig. 3) neben zwei direkten Kiemenmuskeln (Senkern) drei segmentale Dorsoventralmuskeln vorhanden, ein vorderer, mittlerer, hinterer; letzterer ist bei weitem kräftiger ausgebildet als bei *Ecdyurus*, fast in derselben Weise wie bei *Ephemerella*; seine beiden Ansatzstellen sind jedoch etwas weiter von den Insertionsstellen des mittleren Dorsoventralmuskels entfernt als bei jenen beiden Gattungen. Im übrigen gleichen die Verhältnisse durchaus denen von *Ecdyurus*.

Wir haben also bei den Ephemeriden vier Typen der abdominalen Dorsoventral- und Kiemenmuskulatur, welche in der untenstehenden Tabelle zusammengestellt sind. In den kiemenfreien Segmenten verhält sich bei allen Gattungen die Muskulatur wie bei *Centroptilum* und *Ephemerella*; Kiemenmuskeln sind nicht vorhanden, falls in den Kiemensegmenten ein dritter segmentaler Dorsoventralmuskel auftritt, kommt es zur Vereinfachung der Dorsoventralmuskeln, so daß im achten, stets kiemenlosen Abdominalsegment nie mehr als zwei Dorsoventralmuskeln anzutreffen sind.

Gruppe	Gattung	Kiemenmuskeln		Dorsoventralmuskeln		
		Senker	Heber	vorderer	mittlerer	hinterer
I	*Centroptilum*	2	fehlt	mäßig stark	sehr breit	fehlt
	Baëtis	2	fehlt	»	»	fehlt
	Oligoneuria	2	fehlt	»	»	fehlt
II	*Ecdyurus*	2	fehlt	»	»	schwach ausgebildet
III	*Habrophlebia*	2	fehlt	»	»	mäßig stark entwick.
IV	*Ephemerella*	2	1	»	»	kräftig ausgebildet

B. Thoracalmuskeln.

Die Thoraxmuskulatur der Nymphe weist keine anatomischen Unterschiede auf von der imaginalen; jedoch finden sich, wie schon hervorgehoben wurde, bei der Imago nur typische Muskeln. Die Untersuchung der Thoraxmuskulatur bei der Nymphe ist erschwert durch die im Skelet eingetretene Verwischung der Grenzen der einzelnen Teile und durch die weite, unbestimmt abgesetzte Flügelaussackung am Meta- und Mesothorax. Daher wurden die Thoraxmuskeln im einzelnen bei der Imago untersucht und, falls es wünschenswert erschien, mit den Thoraxmuskeln der Nymphe identificiert.

Bei den einzelnen Gattungen zeigten sich keine allzugroßen Unterschiede; eine eingehende Untersuchung wurde daher auf *Centroptilum* und *Ephemerella* beschränkt, welche Gattungen die am weitesten auseinander liegenden Typen der Abdominalmuskulatur aufweisen.

I. Centroptilum luteolum.

(Hierzu Taf. XXV, Fig. 1 und Textfig. 19, 20, 21, 22.)

A. Der Metathorax *III*.

I. Dorsoventralmuskeln.

39) Musculus dorsoventralis primus metathoracis, segmentaler vorderer Dorsoventralmuskel *III* dvm_1. Bei der Nymphe atypisch.

Der sehr kräftige Muskel (*D*2) ist der vorderste im Metathorax. Er entspringt schräg innen vor der Coxa hinter der Mesapophyse auf der vordersten Fläche des Metasternum, verläuft steil nach oben hinter dem tief herabreichenden Phragma an den vordersten Teil des Metanotum, wo er außen neben den unteren Lagen der dorsalen Längsmuskulatur inseriert; seine Funktion dient der indirekten Flügelbewegung und Atmung dadurch, daß er das Metanotum dem Metasternum nähert und so einerseits das Volumen des Segmentes verringert, anderseits den Flügel nach oben schlagen läßt.

40) Musculus dorsoventralis secundus metathoracis, segmentaler, dorsoventraler, vorderster Beinmuskel *III* dvm_2.

Der ziemlich dünne Muskel (*D*4) beginnt an dem vordersten Teile des proximalen Randes der Coxa (Vorderwinkel) etwas schräg hinter *III* dvm_1 (39), steigt hinter diesem Muskel nach oben, tritt aber in seinem oberen Verlaufe außen neben dvm_1 (39). Dorsal inseriert er an der »Wurzel« des Phragmas in der vordersten aufgewölbten Ecke des Metanotum etwas tiefer als der voraufgehende Muskel (39). Der Muskel zieht den vorderen Teil der Hüftbasis nach oben, so daß dadurch das Bein von hinten nach unten geführt wird.

41) Musculus dorsoventralis tertius metathoracis, segmentaler, dorsoventraler Beinmuskel *III* dvm_3.

Der schwache Muskel (*D*4-5) beginnt ventral am hinteren Innenrand der Coxa, geht schräg nach vorn an den vorderen Teil des Metanotum; hier setzt er vor dem Flügelgelenk auf gleicher Höhe mit dvm_2 (40), aber hinter diesem an. Da er den hinteren Innenrand der Coxa emporzieht, wird dadurch die Hüfte an ihrem distalen Ende und somit das Bein nach hinten gehoben.

42) Musculus dorsoventralis quartus metathoracis, segmentaler, dorsoventraler Beinmuskel *III* dvm_4.

Der mäßig starke Muskel (*D*3) geht von dem proximalen vorderen Innenrand des Trochanter durch die Coxa an den vorderen Teil des Metanotum; er verläuft zwischen dvm_2 (40) und dvm_3 (41); sein dorsaler Ansatz liegt gleich hinter dem von dvm_2 (40) am Metanotum. Der Muskel bewegt den vorderen Proximalrand des Trochanter in die Coxa hinein und wird dadurch zum Senker des Beines.

43) Musculus dorsoventralis quintus metathoracis, segmentaler, mittlerer Dorsoventralmuskel *III* dvm_5.

Dieser dünne Muskel (*D*6) inseriert ventral an der obersten Spitze der kegelförmigen Metapophyse, tritt allmählich zwischen dvm_3 (41) und dvm_4 (42) und steigt schräg vorwärts nach oben, convergiert dabei so stark mit dvm_4 (42), daß er auf Schnitten kaum von dessen Hinterrand zu unterscheiden ist und setzt zusammen mit dem letztgenannten Muskel am Metanotum an, vor der dorsalen Insertion von dvm_3 (41).

Die Bedeutung des sehr dünnen Muskels kann nicht sehr groß sein; sie besteht darin, daß er den vorderen Teil des Metanotum dem Sternum nähern hilft; somit ist er als Heber des Hinterflügels in Anspruch zu nehmen.

44) Musculus dorsoventralis sextus metathoracis intersegmentalis, intersegmentaler, hinterer Dorsoventralmuskel *III idvm*.

Der ziemlich dünne Muskel (D 5) entspringt hart hinter dvm_5 (43) an der Spitze der Metapophyse und geht etwas schräg nach hinten an den vorderen Seitenrand des ersten abdominalen Tergits. Die Aufgabe des Muskels ist nicht recht klar; jedenfalls spielt er eine Rolle für die Verbindung des Abdomens mit dem Thorax, auch vermag er vielleicht das erste Abdominalsegment ein wenig um seine Längsachse zu drehen, da eine Verwachsung desselben mit dem Thorax nur stellenweise vorhanden ist.

2. Pleuralmuskeln.

45) Musculus lateralis primus metathoracis, segmentaler, sternalpleuraler, episternaler Beinmuskel $III\ pm_1$.

Der Muskel ist nicht sehr kräftig (D 4); er inseriert ventral gleich außen neben dvm_2 (40) an dem vorderen Proximalrande der Coxa, verläuft außen neben dem genannten Muskel nach oben an den unteren, vorderen Teil der episternalen Region; hier setzt er nahe am Vorderrande, hinter dem Stigma des Mesothorax an. Er bewegt die Hüfte fast wie dvm_2 (40) und muß daher als Senker des Beines angesehen werden.

46) Musculus lateralis secundus metathoracis, segmentaler, sternalpleuraler, episternaler Beinmuskel $III\ pm_2$.

Der sehr dünne Muskel (D 6) geht von der Coxa zum Episternum. Er setzt am Außenrande der Coxa an, geht außen neben dvm_4 (42) nach oben an den obersten Rand des episternalen Bezirks unter den vorderen Teil des Flügelansatzes. Der Muskel führt den Außenrand der Coxa schräg aufwärts nach innen und hebt so das Bein nach außen; zugleich ist er als Flügelmuskel von Bedeutung, da er den oberen Rand des Episternum einwärts zieht (Senker des Flügels).

47) Musculus lateralis tertius metathoracis, segmentaler, sternalpleuraler, epimeraler Beinmuskel $III\ pm_3$.

Vom hinteren, proximalen Innenrande der Coxa verläuft der dünne Muskel (D 6) an den hinteren, epimeralen Rand des Flügelgelenkbezirks. Sein Ansatz an der Coxa liegt unmittelbar hinter dem von dvm_3 (41); außen neben diesem Muskel geht der pm_3 nach oben. Er bewegt das Bein ähnlich wie dvm_3 (41) als Senker; zugleich zieht er den oberen Rand des Epimerum schräg einwärts und wirkt so als Senker des Flügels.

48) Musculus lateralis quartus metathoracis, segmentaler, sternalpleuraler, episternaler Beinmuskel $III\ pm_4$.

Der nicht schwache Muskel (D 4) entspringt am vorderen Proximalrand des Trochanter etwas vor und außen von dvm_4 (42), steigt neben diesem etwas schräg nach vorn empor, genau hinter pm_1 (45) und inseriert ein wenig höher als letzterer hinter diesem an dem unteren Teil der episternalen Region der pleuralen Wand. Der Muskel unterstützt die Funktion des Dorsoventralmuskels *dvm*$_4$ (42) als Senker des Beines.

49) Musculus lateralis quintus metathoracis, segmentaler, tergalpleuraler, episternaler Flugmuskel *III pm*$_5$.

Dieser dünne Muskel (*D* 6) inseriert dorsal an dem untersten Rande des im Gelenkbezirk des Flügels, innen vom Flügel eine kleine endoskeletale Einstülpung bildenden Metanotum, verläuft außen von allen beschriebenen Muskeln schräg nach vorn an den Vorderrand des Episternum; hier setzt er vor dem oberen Ansatz von *pm*$_1$ (45) gleich hinter dem Mesothoraxstigma an. Seine Funktion besteht darin, den unteren Rand des Metanotum schräg nach unten zu ziehen, so daß der Flügel etwas schräg rückwärts gehoben wird.

3. Sternalmuskeln.

50) Musculus sternalis primus metathoracis, segmentaler Beinmuskel *III sm*$_1$.

Dieser ziemlich dünne Muskel (*D* 5) geht von der Metapophyse an die Coxa; er setzt unterhalb der Spitze außen an der Apophyse an und inseriert zwischen *dvm*$_2$ (40) und *pm*$_3$ (47) am proximalen Innenrand der Coxa. Er wirkt als Senker des Beines.

51) Musculus sternalis secundus metathoracis, segmentaler Beinmuskel *III sm*$_2$.

Der Muskel setzt an der Außenseite der Metapophyse etwas höher als der vorgenannte an, geht hinter *pm*$_4$ (48) vorbei an den proximalen Außenrand der Coxa; hier inseriert er zwischen *pm*$_1$ und *pm*$_2$ (45 u. 46). Der schwache Muskel (*D* 5) wirkt antagonistisch zu dem voraufgehenden Beinmuskel (50) als Heber des Beines zusammen mit *pm*$_2$ (46).

52) Musculus sternalis tertius metathoracis, segmentaler Beinmuskel *III sm*$_3$.

Von der unteren Außenseite des Metapophysenkegels geht dieser sehr dünne Muskel (*D* 6—7) hinter den andern beiden sternalen Beinmuskeln an den proximalen Innenrand des Trochanter, wo er hart hinter dem Dorsoventralmuskel *dvm*$_4$ (42) inseriert. Zusammen mit diesem zieht er den Innenrand des Trochanter nach oben und wirkt so als Senker des Beines.

53) Musculus sternalis transversus metathoracis, ventraler, segmentaler Quermuskel *III sm*$_4$.

Der mäßig starke Muskel (*D* 4) verbindet den mediangelegenen Basalteil der linken und rechten Metapophyse miteinander; er inseriert am tiefsten von allen an der Metapophyse ansetzenden Muskeln und verläuft senkrecht zur Medianlinie unterhalb der Längsmuskeln von einer Seite zur andern. Durch seine Contraction wird das Sternum nach unten gewölbt.

4. Längsmuskeln.

54) Musculus metanoti, intersegmentaler, dorsaler Längsmuskel des Metathorax *III dlm.* Bei der Nymphe atypisch.

Der Muskel ist sehr stark ausgebildet (*D* 1). Er setzt vorn mit großem ovalem Ansatz auf der als hinteres Blatt des Phragmas nach unten gebogenen Fläche des Metanotum innen von allen andern Muskeln an und geht, etwas dünner werdend, an den Vorderrand des ersten abdominalen Tergits, an dem die Insertionsstelle sich seitlich weit hinabzieht. Die Wirksamkeit des Muskels dient einerseits der Verbindung des Abdomens mit dem Thorax, anderseits funktioniert er vor allem als indirekter Senker des Hinterflügels, da durch seine Contraction das Metanotum emporgewölbt wird, sein unterer Rand und damit der dorsal gelegene Teil der Flügelwurzel sich hebt, so daß die Spitze des Flügels sich nach unten bewegt.

55) Musculus metasterni, intersegmentaler, ventraler Längsmuskel des Metathorax *III vlm.*

Der mäßig starke Muskel (*D* 3) verbindet die hintere Basis der Metapophyse mit dem seitlichen Vorderrande des ersten abdominalen Sternites. Seine Tätigkeit ist bedeutsam für die Verbindung des Abdomens mit dem Thorax und für die abwärts schlagende Bewegung des ganzen Abdomens (Schwimmbewegung der Nymphe).

Außer diesen einfachen intersegmentalen Muskeln kommen noch mehrfach intersegmentale vor (Taf. XXV, Fig. 1 *idlm*), die aber für den Metathorax selbst von geringer Bedeutung sind; wenigstens dorsal stimmen sie mit denen von *Ephemerella* überein; man vergleiche dort.

B. Der Mesothorax *II.*

1. Dorsoventralmuskeln.

56) Musculus dorsoventralis primus mesothoracis, segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel *II* dvm_1. Bei der Nymphe atypisch.

Der vordere Dorsoventralmuskel ist einer der stärksten Muskeln des Thorax überhaupt (*D* 1); er verbindet den vordersten Teil des Mesosternum mit dem vorderen Mesonotum. Der ventrale Ansatz liegt nahe hinter der Proapophyse schräg innen vor der Coxa außerhalb der Längsmuskulatur; der Muskel steigt steil aufwärts und endigt dorsal dort am Mesosternum, wo dieses sich nach vorn abzuwölben beginnt auf der mittleren Höhe der dorsalen Längsmuskulatur außerhalb dieser. Der Muskel nähert das Mesonotum vorn dem Mesosternum infolge seiner Stärke jedenfalls bedeutend, so daß er als indirekter Heber der Vorderflügel eine wichtige Rolle spielt; die durch ihn bewirkte Compression des Thorax kommt wohl auch für die (Luft-) Atmung in Betracht.

57) Musculus dorsoventralis secundus mesothoracis, segmentaler, vorderster, dorsoventraler Beinmuskel *II* dvm_2. Bei der Nymphe atypisch.

Ein starker Muskel (*D* 2). Der ventrale Ansatz befindet sich am vorderen Basalrande der Coxa hinter dem des dvm_1 (56); aufsteigend nimmt der Muskel an Umfang bedeutend zu; er verläuft gleich hinter dvm_1 (56) steil nach oben und inseriert auf der Fläche des vorderen Mesonotum unmittelbar hinter dem vorgenannten Muskel (56) auf gleicher Höhe mit diesem. Die Funktion des Muskels besteht darin, daß er den Vorderrand der Coxa hebt, also das Bein von hinten nach unten senkt; zugleich wird er das vordere Mesonotum herabziehen helfen und so als indirekter Flügelmuskel wirken.

58) Musculus dorsoventralis tertius mesothoracis, segmentaler, mittlerer, dorsoventraler Beinmuskel *II* dvm_3. Bei der Nymphe atypisch.

Vom hinteren Basalrande der Coxa geht der ziemlich starke Muskel (*D* 3—2) etwas schräg nach vorn empor und tritt so unmittelbar hinter den vorderen dorsoventralen Beinmuskel (57). Dorsal setzt er ein wenig niedriger als dieser hinter demselben an der seitlich-dorsalen Wölbung des Mesonotum zu Beginn von dessen zweitem Drittel an; der Muskel wird von unten nach oben bedeutend dicker. Als Beinmuskel wirkt er dem dvm_2 (56) antagonistisch als Heber des Beines entgegen; seine Funktion als indirekter Flügelmuskel unterstützt die genannten Dorsoventralmuskeln.

59) Musculus dorsoventralis quartus mesothoracis, segmentaler, hinterer, dorsoventraler Beinmuskel *II* dvm_4.

Der dünne Muskel inseriert sehr spitz (*D* 5) am hinteren Basalrande der Coxa unmittelbar außen neben dem dvm_3 (58) mit langer, dünner Chitinsehne, verläuft hart hinter dvm_3 (58) nach oben, rückt allmählich weiter nach hinten und endigt an dem mittleren Teile des seitlichen Mesonotum tiefer als die beschriebenen Dorsoventralmuskeln über dem Gelenkbezirk des Vorderflügels außen neben den unteren Lagen des dorsalen Längsmuskels (78). Der Muskel unterstützt den Beinmuskel dvm_3 (58) als Heber des Beines; zugleich ist wohl seine Insertion am

Mesonotum unmittelbar über dem Flügelansatz bedeutsam für das Heben des Vorderflügels.

60) Musculus dorsoventralis quintus mesothoracis, segmentaler, dorsoventraler Beinmuskel *II* dvm_5.

Der ziemlich schwache Muskel (*D* 4) beginnt ventral am hinteren proximalen Innenrand des Trochanter, verläuft zwischen dvm_2 (57) und dvm_3 (58) nach oben und endigt ein wenig tiefer als dvm_4 (59) vor diesem an der Unterkante des Mesonotum. Der Muskel wirkt indirekt als Flügelheber — wenn auch als schwacher — durch Herabziehen des Mesonotum. Zugleich bewegt er den Trochanter.

61) Musculus dorsoventralis sextus mesothoracis, segmentaler, dorsoventraler Flugmuskel *II* dvm_6.

Der ventrale Ansatz dieses dünnen Muskels (*D* 6) liegt auf der Spitze des Mesapophysenkegels; der Muskel steigt anfangs innen neben dem dvm_5 (60) aufwärts, dreht sich dann so um diesen nach hinten herum, daß sein oberer Ansatz schräg außen hinter dem erwähnten Muskel zu finden ist. Dorsal inseriert der Muskel am unteren Rande des mittleren Mesonotum, wo dieses median vom Flügelansatz eine Einfaltung in das Innere des Mesothorax sendet. Der Muskel bewegt den Unterrand des Mesonotum schräg nach innen und wirkt dadurch als Flügelheber.

2. Pleuralmuskeln.

62) Musculus lateralis primus mesothoracis, segmentaler, sternalpleuraler, episternaler Beinmuskel *II* pm_1.

Dieser ziemlich schwache Muskel (*D* 5) beginnt außen neben dem dvm_2 (57) an dem Vorderrande der Coxa, geht aufsteigend etwas schräg nach vorn und endigt ungefähr neben dem vordersten Dorsoventralmuskel (56) etwas höher als das Prothoraxstigma am vorderen Rande des Episternum. Da der Muskel den Vorderrand der Coxa emporzieht, unterstützt er durch seine Funktion den dorsoventralen Beinmuskel dvm_2 (57).

63) Musculus lateralis secundus mesothoracis, segmentaler, sternalpleuraler, epimeraler Beinmuskel *II* pm_2.

Ein sehr dünner Muskel (*D* 6). Sein unterer Ansatz befindet sich am äußeren Hinterrande der Coxa; er verläuft außen neben dem dvm_5 (60) nach oben und inseriert an der Vorderkante des Epimerum auf deren halber Höhe. Der Muskel wirkt einerseits durch Emporziehen des hinteren Außenrandes der Coxa als Heber des Beines, anderseits durch Abwärtsbewegen des Epimerum als Senker des Vorderflügels.

64) Musculus lateralis tertius mesothoracis, segmentaler, sternalpleuraler, episternaler Beinmuskel *II pm*$_3$.

Der untere Insertionspunkt dieses schwachen Muskels (*D* 5) liegt hart außen neben dem dorsoventralen Beinmuskel *dvm*$_5$ (60) am proximalen Hinterrand des Trochanter; der Muskel verläuft schräg nach vorn und setzt etwas tiefer als der Beinmuskel *pm*$_1$ (62) außen neben dem dorsoventralen Beinmuskel *dvm*$_2$ (57) auf der Fläche des Episternum an. Wie der *dvm*$_5$ (60) bewegt dieser Muskel durch Emporziehen des Hinterrandes des Trochanter das Bein aufwärts (Heber des Beines).

65) Musculus lateralis quartus mesothoracis, segmentaler, sternalpleuraler, episternaler Beinmuskel *II pm*$_4$.

Innen neben dem unteren Ansatz des dorsoventralen Beinmuskels *dvm*$_5$ (60) inseriert der nicht sehr starke Muskel (*D* 4) am hinteren Innenrand des Trochanter, verläuft steil nach oben hinter *pm*$_3$ (64) vorbei an die oberste Vorderkante des Episternum unmittelbar unter die Vordergrenze des Flügelansatzes. Der Muskel ist anzusprechen als Senker des Beines, da er den Innenrand des Trochanter nach oben zieht, und zugleich als Senker des Vorderflügels, da er den obersten Teil des Episternum nach unten bewegt.

66) Musculus lateralis quintus mesothoracis, segmentaler, sternalpleuraler, epimeraler Flugmuskel *II pm*$_5$.

Der ziemlich schwache Muskel (*D* 6) beginnt ventral zusammen mit dem dorsoventralen Flugmuskel *dvm*$_6$ (61) an der Spitze der Mesapophyse, verläuft ein wenig schräg nach rückwärts vor der Vorderseite des Flugmuskels 67 (s. unten), so nahe, daß er auf Frontalschnitten von letztgenanntem Muskel nur durch die feineren Faserbündel zu unterscheiden ist. Sein oberer Ansatz liegt vorn an der Basis des vom Epimerum nach innen ragenden Zapfens. Der Muskel bewegt das Epimerum nach unten und wirkt so als Senker des Flügels.

67) Musculus lateralis sextus mesothoracis, segmentaler, sternalpleuraler, epimeraler Flugmuskel *II pm*$_6$. Bei der Nymphe atypisch.

Dieser Muskel ist bei weitem der stärkste von allen Pleuralmuskeln (*D* 1). Ventral inseriert er schräg hinter dem Kegel der Mesapophyse auf der hinteren Fläche des Mesosternum mit großem, breitem Ansatz; er geht hinter allen beschriebenen Muskeln steil nach oben und endigt an der Hinterseite des bei *pm*$_5$ (66) genannten Zapfens des Epimerum. Durch Abwärtsbewegen des Epimerum wird der Muskel zum wirksamen Flügelsenker.

68) Musculus lateralis septimus mesothoracis, segmentaler, tergalpleuraler, episternaler Flankenmuskel *II* pm_7.

Der sehr dünne Muskel (*D* 6) verbindet die Vorderkante des Episternum mit der Vorderkante des Mesonotum; sein unterer Ansatz liegt unmittelbar vor dem oberen Ansatz des Beinmuskels pm_1 (62) an der Kante des Episternum; der Muskel verläuft schräg nach vorn über dem weit zurückgeschobenen Prothoraxstigma an das Mesonotum. Die Funktion des Muskels ist nicht recht klar; wahrscheinlich wirkt er als Atemmuskel, da er über den obersten Teil der prothoracalen Stigmenhaut hinweggeht.

69) Musculus lateralis octavus mesothoracis, segmentaler, tergalpleuraler, episternaler Flugmuskel *II* pm_8.

Der Muskel verläuft fast in der Ebene der Frontalschnitte; er ist nur schwach ausgebildet (*D* 5—6). Sein dorsaler, hinterer Ansatz befindet sich am mittleren Unterrande des Mesonotum, sein vorderer, episternaler Ansatz liegt vorn an dem lateralen Teile der Flügelbasis. Durch die Contraction dieses Muskels wird der Flügel nach hinten bewegt.

70) Musculus lateralis nonus mesothoracis, segmentaler, tergalpleuraler, episternaler Flugmuskel *II* pm_9.

Der dünne Muskel setzt etwas höher als der pm_7 (68) an der Vorderkante des Episternum an, geht schräg empor nach rückwärts und inseriert an dem vorderen Teile des innen vom Flügel in den Mesothorax hineinragenden Unterrandes des Mesonotum vor dem Flugmuskel pm_8 (69). Der Muskel zieht den unteren Teil des Mesonotum schräg nach unten; dadurch wird der Flügel aufwärts geführt bei gleichzeitiger geringer Rückwärtsbewegung.

71) Musculus lateralis decimus mesothoracis, segmentaler, episternaler Flugmuskel *II* pm_{10}.

Der untere (vordere) Ansatz dieses Muskels (*D* 4—5) liegt auf der Fläche des Episternum über den oberen Insertionen der Beinmuskeln pm_1 (62) und pm_3 (64); er verläuft schräg aufwärts etwas steiler als der Flugmuskel pm_9 (70) außen von diesem mit leichter Neigung nach innen und endigt oben an dem vordersten, episternalen Teil der Flügelbasis. Durch ihn wird der vordere Teil der lateralen Flügelbasis schräg nach unten gezogen und dadurch der Flügel nach unten und gleichzeitig etwas nach vorn bewegt.

72) Musculus lateralis stigmaticus mesothoracis, segmentaler, sternalpleuraler Stigmenmuskel *II* pm_{11}. Bei der Nymphe atypisch.

Dieser dünne (*D* 7), sehr kurze Muskel inseriert sternal hinter der

Coxa schräg außen vom Flugmuskel *pm*$_6$ (67) am seitlich aufgebogenen Teile des Mesosternum und endigt unmittelbar unter dem Stigma des Mesothorax an einem winzigen, in der Stigmenhaut liegenden Chitinplättchen. Er funktioniert als Stigmenöffner. Spezifische Stigmenschließer sind nicht vorhanden. Der Verschluß des Stigmas muß also indirekt erfolgen durch Zusammenpressen des Thorax in dorsoventraler Richtung; da das Stigma sehr weit nach hinten gerückt ist, sind daran wohl beteiligt die vorderen Dorsoventralmuskeln des Metathorax wie die hinteren Beinmuskeln und Flugmuskeln des Mesothorax.

3. Sternalmuskeln.

73) Musculus sternalis primus mesothoracis, segmentaler Beinmuskel *II sm*$_1$.

Von dem oberen Teile der Mesapophyse läuft der dünne Muskel (*D* 5—6) an den vorderen Basalrand der Coxa, wo er zwischen den Beinmuskeln *dvm*$_2$ (57) und *pm*$_1$ (62) inseriert. Da der Muskel den Vorderrand der Coxa schräg aufwärts nach innen zieht, wird durch ihn das Bein schräg aufwärts nach vorn bewegt bzw. von hinten nach vorn geführt.

74) Musculus sternalis secundus mesothoracis, segmentaler Beinmuskel *II sm*$_2$.

Der dünne Muskel (*D* 5) inseriert am vordersten Innenrand der Coxa innen von *dvm*$_2$ (57) und geht an den vorderen Basalteil der Mesapophyse. Die Tätigkeit dieses Muskels bewegt das Bein von außen nach unten.

75) Musculus sternalis tertius mesothoracis, segmentaler Beinmuskel *II sm*$_3$.

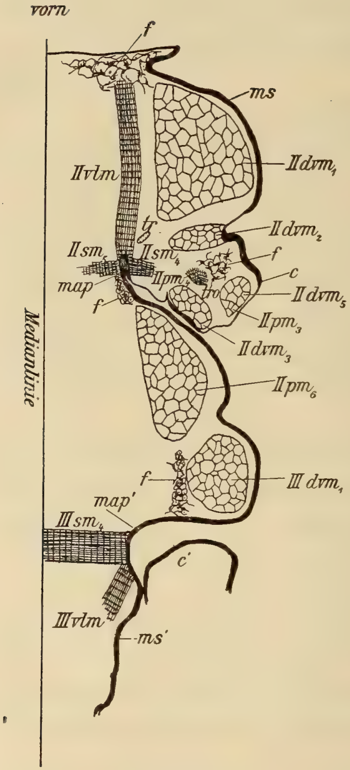
Zwischen den beiden genannten Sternalmuskeln entspringt dieser ebenfalls schwache Muskel (*D* 5) an der Mesapophyse und geht an den Innenrand der Coxa, wo er innen vom dorsoventralen Beinmuskel *dvm*$_3$ (58) ansetzt. Der Muskel bewegt das Bein von außen nach unten zusammen mit *sm*$_2$ (74).

76) Musculus sternalis quartus mesothoracis, segmentaler Beinmuskel *II sm*$_4$.

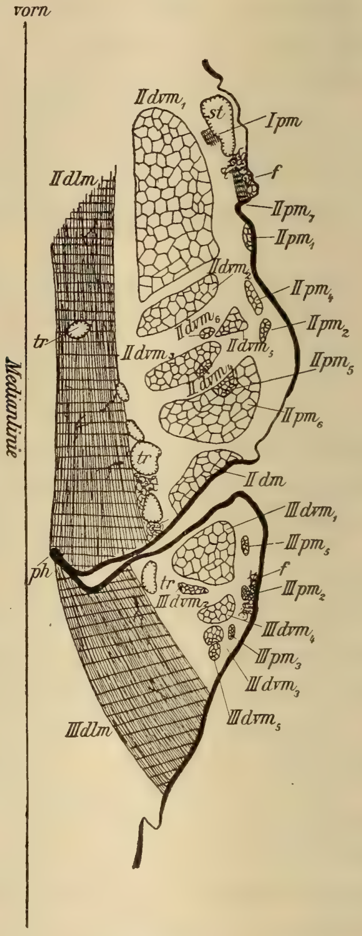
Der sehr schwache Muskel (*D* 7) setzt zwischen den Beinmuskeln *dvm*$_5$ (60) und *pm*$_4$ (65) am hinteren Innenrande des Trochanter an und verläuft zur Mesapophyse, wo er zusammen mit *sm*$_3$ (75) inseriert. Er unterstützt und ergänzt die Wirkung der Beinmuskeln *dvm*$_3$ (60) und *pm*$_4$ (65).

77) Musculus sternalis transversus mesothoracis, segmentaler, ventraler Quermuskel *IIsm*$_5$.

Der mäßig stark ausgebildete Muskel (*D* 3—4) verbindet die Basis der beiden Mesapophysen miteinander; er setzt jederseits tiefer als die Längsmuskulatur an den Apophysen an und verläuft unmittelbar über dem Bauchmark. Durch diesen Muskel wird das Mesosternum nach unten vorgewölbt.


vorn
f
ms
IIvlm
IIdvm₁
tr
IIdvm₂
IIsm₅
IIsm₄
f
c
map
IIpm₄
tro
IIdvm₅
f
IIpm₃
IIdvm₃
Medianlinie
IIpm₆
f
IIIdvm₁
map'
IIIsm₄
c'
IIIvlm
ms'

Textfig. 19.


vorn
IIdvm₁
st
Ipm
f
IIdlm
IIpm₇
IIpm₁
IIdvm₂
IIpm₄
IIdvm₆
IIpm₂
tr
IIdvm₃
IIdvm₅
IIpm₅
IIdvm₄
Medianlinie
IIpm₆
tr
IIdm
IIIdvm₁
IIIpm₅
f
ph
tr
IIIdvm₂
IIIpm₂
IIIdvm₄
IIIpm₃
IIIdvm₃
IIIdvm₅
IIIdlm

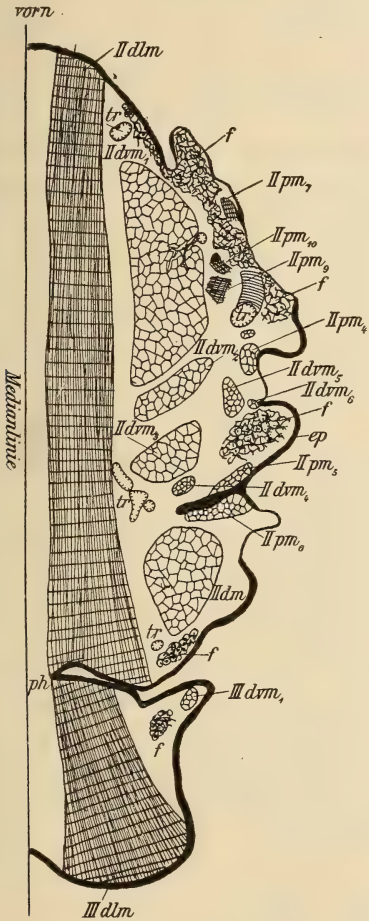
Textfig. 20.

Zwei Frontalschnitte durch die rechte Hälfte von Meso- und Metathorax von *Centroptilum luteolum*. Die Serie beginnt ventral. Forts. s. Textfig. 21 u. 22. Vergr. 75. *ms*, Mesosternum; *ms'*, Metasternum; *c*, Coxa; *tro*, Trochanter; *map*, Mesapophyse; *map'*, Metapophyse; *ph*, Phragma; *h*, Verbindungshaut zwischen dem medianen, äußeren Teile dieses Phragmas und dem Mesonotum; *ep*, Epimerum; *st*, Anfangstrachee des Prothoraxstigmas; *tr*, Trachee; *mn*, Mesonotum; *f*, Fettkörper; *Ipm*, Stigmenmuskel des Prothorax. — Dorsoventralmuskeln: $IIdvm_1$ (C 56); $IIdvm_2$ C 57); $IIdvm_3$ (C 58); $IIdvm_4$ (C 59); $IIdvm_5$ (C 60); $IIdvm_6$ (C 61); $IIIdvm_1$ (C 39); $IIIdvm_2$ (C 40); $IIIdvm_3$ (C 41); $IIIdvm_4$ (C 42); $IIIdvm_5$ (C 43). — Pleuralmuskeln: $IIpm_1$ (C 62); $IIpm_2$ (C 63); $IIpm_3$ (C 64); $IIpm_4$ (C 65); $IIpm_5$ (C 66); $IIpm_6$ (C 67); $IIpm_7$ (C 68); $IIpm_9$ (C 70); $IIpm_{10}$ (C 71); $IIIpm_2$ (C 46); $IIIpm_3$ (C 47); $IIIpm_5$ (C 49). — Sternalmuskeln: $IIsm_4$ (C 76); $IIsm_5$ (C 77); $IIIsm_4$ (C 53). — Längsmuskeln: *IIvlm* (C 79); *IIIvlm* (C 55); *IIdlm* (C 78); *IIIdlm* (C 54).

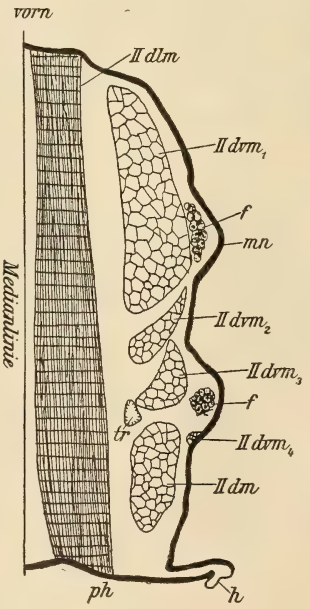
4. Längsmuskeln.

78) Musculus mesonoti, intersegmentaler, dorsaler Längsmuskel *II dlm.* Bei der Nymphe atypisch.

Der dorsale Längsmuskel des Mesothorax ist der stärkste Muskel der Ephemeriden überhaupt. Er beginnt an dem vorderen, nach unten gewölbten Teile des Mesonotum, geht innen an allen andern Thoracalmuskeln vorbei und endigt am Phragma zwischen Meso- und Metathorax.


vorn
II dlm
tr
f
II dvm$_1$
II pm$_7$
II pm$_{10}$
II pm$_9$
f
tr
II pm$_4$
II dvm$_2$
II dvm$_5$
II dvm$_6$
f
ep
II dvm$_3$
II pm$_5$
tr
II dvm$_4$
II pm$_8$
II dm
tr
f
ph
III dvm$_1$
f
III dlm
Medianlinie

Textfig. 21.


vorn
II dlm
II dvm$_1$
f
mn
II dvm$_2$
II dvm$_3$
f
tr
II dvm$_4$
II dm
ph
h
Medianlinie

Textfig. 22.

Zwei Frontalschnitte durch die rechte Hälfte von Meso- und Metathorax von *Centroptilum luteolum.* Fortsetzung zu Textfig. 19 u. 20. Buchstabenbezeichnung siehe dort. Vergr. 75.

Der vordere Ansatz nimmt jederseits die ganze nach vorn abfallende Fläche des Mesonotum ein, der hintere bedeckt fast vollständig den inneren und oberen Teil des erwähnten Phragmas, nur die äußeren Partien frei lassend.

Der Muskel wirkt als indirekter Senker des Vorderflügels; durch seine Contraction wird das Mesonotum nach oben gewölbt, sein mittlerer Unterrand also emporgezogen und dadurch ein kräftiges Niederschlagen des Flügels erzielt. Der Muskel ist von Bedeutung für die Bestimmung der Grenze zwischen Meso- und Metathorax, da er als intersegmentaler Muskel (wie alle Längsmuskeln) vorn am Mesothorax, hinten am Metathorax inseriert.

79) Musculus mesosterni, intersegmentaler, ventraler Längsmuskel *II vlm.*

Der nicht sehr starke Muskel (*D* 3—4) beginnt vorn an der hinteren Seite des medianen Teiles der weit rückwärts geschobenen Proapophyse und geht innen an den andern Muskeln vorbei an die Vorderseite der Mesapophyse. Durch diesen Muskel kann das mit dem Prosternum fest verbundene Mesosternum nach unten gewölbt werden, zu welchem Ziele, läßt sich mit Sicherheit nicht beurteilen; vielleicht ist seine Tätigkeit für die Beinbewegung bedeutsam, oder sie macht das Mesosternum gegen den nach oben gehenden Zug der Dorsoventralmuskeln widerstandsfähiger.

80) Musculus dorsalis mesothoraxis, intersegmentaler Dorsalmuskel *II dm.* Bei der Nymphe atypisch.

Der stark ausgebildete Muskel (*D* 2) geht von dem stumpfen Winkel, welchen an der Hinterseite des Mesothorax der innere Teil des Phragmas mit dem äußeren Teile bildet, außen neben dem dorsalen Längsmuskel (78) etwas schräg nach vorn an den höchsten Teil der mittleren Seitenwand des Mesonotum. Der Muskel zieht die mittlere Wölbung des Mesonotum nach unten und etwas nach hinten, so daß er als Heber des Vorderflügels angesehen werden muß. Zugleich vermittelt er die feste Verbindung des Mesothorax mit dem Metathorax, da gerade der untere Teil des Phragmas nur durch eine dünne Haut mit dem Mesothorax verbunden ist.

II. Ephemerella ignita.

(Hierzu Taf. XXV, Fig. 2 und die Textfig. 23—29.)

A. Der Metathorax *III.*

1. Dorsoventralmuskeln.

46) Musculus dorsoventralis primus metathoracis, segmentaler, vorderster Dorsoventralmuskel *III* dvm_1. Bei der Nymphe atypisch.

Der gut ausgebildete Muskel (*D* 2) inseriert ventral auf der vorderen Fläche des Metasternum schräg vor der Coxa, geht hart hinter dem Phragma empor und setzt vorn in der vorgewölbten Ecke des Metanotum an. Der Muskel nähert den vorderen Teil des Metanotum dem Metasternum und wirkt so als indirekter Flügelheber.

47) Musculus dorsoventralis secundus metathoracis, segmentaler, dorsoventraler Beinmuskel $III\ dvm_2$.

Von dem vorderen Außenrand der Coxa geht der dünne Muskel (*D* 4—3) an den vordersten, als hinteres Blatt des Phragmas tief herabgebogenen Teil des Metanotum; hier inseriert er außen neben den untersten Schichten der dorsalen Längsmuskulatur an dem unteren Rande des Phragmas. Der Muskel bewegt das Bein von hinten nach unten durch Emporziehen des Vorderrandes der Coxa.

48) Musculus dorsoventralis tertius metathoracis, segmentaler, dorsoventraler Beinmuskel $III\ dvm_3$.

Der Muskel setzt etwas hinter dem dorsoventralen Beinmuskel 47 am Außenrande der Coxa an, verläuft (*D* 3) direkt hinter dem dvm_1 (46) und endigt gleich hinter diesem am vorderen Teile des Metanotum. Seine Funktion ist ähnlich der des vorgenannten Beinmuskels dvm_2 (47).

49) Musculus dorsoventralis quartus metathoracis, segmentaler, dorsoventraler Beinmuskel $III\ dvm_4$.

Der untere Ansatz des dünnen Muskels (*D* 4—5) befindet sich am äußeren Hinterrande der Coxa, der Muskel zieht außen von Beinmuskel dvm_3 (48) schräg nach oben; sein dorsaler Ansatz liegt unmittelbar hinter dem des vordersten Dorsoventralmuskels dvm_1 (46) am Metanotum. Der Muskel hebt den Hinterrand der Coxa, also auch das Bein von unten nach oben und hinten.

50) Musculus dorsoventralis quintus metathoracis, segmentaler, dorsoventraler Beinmuskel $III\ dvm_5$.

An dem Hinterrande der Coxa inseriert der ziemlich starke Muskel (*D* 3) gleich hinter dvm_4 (49) und geht steil aufwärts an die hintere Fläche des Metanotum. Die Wirkung des Muskels ist die gleiche wie die des dvm_4 (49) (Heber des Beines); vielleicht kommt der Muskel auch (wie alle andern Dorsoventralmuskeln) durch Herabziehen des Metanotum als indirekter Flügelheber in Betracht, doch kann wegen der großen Verschmelzungen im Skelet des Metathorax in dieser Richtung seine Wirksamkeit nicht sehr bedeutend sein.

51) Musculus dorsoventralis sextus metathoracis, segmentaler, dorsoventraler Beinmuskel $III\ dvm_6$.

Unterer Ansatz des nicht schwachen Muskels (*D* 3) am vorderen Innenrand des Trochanter; der Muskel geht innen neben Beinmuskel dvm_3 (48) und hinter dvm_1 (46) empor und inseriert höher als dvm_3 (48)

vorn am Metanotum. Der Muskel ist als Senker des Beines anzusehen, da er den Vorderrand des Trochanter emporhebt; als indirekter Flügelheber ist er jedenfalls von geringer Bedeutung.

52) Musculus dorsoventralis septimus metathoracis, segmentaler Dorsoventralmuskel *III* dvm_7.

Derselbe entspringt am obersten Teile des Metapophysenzapfens als vorderster einer dreiteiligen Muskelgruppe (s. 53 und 57). Der dünne Muskel (*D* 5) geht schräg nach vorn bis nahe hinter den Beinmuskel dvm_3 (48) und inseriert außen neben diesem am Metanotum auf der Höhe der unteren Schichten des dorsalen Längsmuskels. Der Muskel dürfte als indirekter Heber des Hinterflügels fungieren.

53) Musculus dorsoventralis octavus metathoracis intersegmentalis, intersegmentaler Dorsoventralmuskel *III idvm*.

Der schwache Muskel (*D* 5) gehört zu der oben bei dvm_7 (52) erwähnten Gruppe. Er geht von der Spitze der Metapophyse zum seitlichen Vorderteile des ersten Abdominaltergits. Er ist ein Dreher des Abdomens; zugleich dient er der Verbindung des Thorax mit dem Abdomen.

2. Pleuralmuskeln.

54) Musculus lateralis primus metathoracis, segmentaler, sternalpleuraler, episternaler Beinmuskel *III* pm_1.

Von dem Außenrand der Coxa geht der mäßig starke Muskel (*D* 4—3) außen neben dem Beinmuskel dvm_3 (48) an die untere Fläche des episternalen Bezirkes. Wir haben ihn anzusehen als einen Heber des Beines, da er den äußeren Basalrand der Coxa nach oben zieht.

55) Musculus lateralis secundus metathoracis, segmentaler, sternalpleuraler, epimeraler Beinmuskel *III* pm_2.

Hart zusammen mit dem dorsoventralen Beinmuskel dvm_5 (50) beginnt dieser gut ausgebildete Muskel (*D* 3) am Hinterrande der Coxa, geht außen neben dem genannten Muskel nach oben an den epimeralen Bezirk und inseriert hier nahe unter dem hinteren Teile des Flügelansatzes. Der Muskel wirkt zugleich für Bein- und Flügelbewegung; er hebt den Hinterrand der Coxa und damit das Bein und erzielt durch Niederziehen des Epimerum ein Senken des Hinterflügels.

56) Musculus lateralis tertius metathoracis, segmentaler, sternalpleuraler, episternaler Beinmuskel *III* pm_3.

Dieser nicht kräftige Muskel (*D* 4) inseriert neben dem Beinmuskel dvm_6 (51) am vorderen Innenrand des Trochanter, geht etwas schräg nach außen zwischen den Beinmuskeln dvm_3 (48) und pm_1 (54) durch und endigt vor dem oberen Ansatz von pm_1 (54) am episternalen Bezirk. Die Tätigkeit dieses Muskels unterstützt den Beinmuskel dvm_6 (51) als Senker des Beines.

57) Musculus lateralis quartus metathoracis, segmentaler, sternalpleuraler, epimeraler Flugmuskel $III\ pm_4$.

Der schwache Muskel (*D* 5) ist der dritte der oben bei dvm_7 (52) genannten Gruppe. Von der Spitze der Metapophyse steigt er empor an den epimeralen Bezirk; hier liegt sein Ansatz etwas höher als der des Beinmuskels pm_2 (55) dicht unter dem hinteren Teile des Flügelgelenkes. Er ist durch Herabziehen des Epimerum ein Senker des Hinterflügels.

58) Musculus lateralis quintus metathoracis, segmentaler, tergalpleuraler, episternaler Flugmuskel $III\ pm_5$.

Der Muskel (*D* 5) geht vom Episternum an den in das Innere gehenden Unterrand des Metanotum. Er zieht diesen nach unten und zugleich etwas nach vorn, so daß der Flügel sich hebt mit geringer Bewegung nach rückwärts.

59) Musculus lateralis sextus metathoracis, segmentaler, tergalpleuraler, episternaler Flugmuskel $III\ pm_6$.

Auch dieser Muskel (*D* 5) verbindet das Episternum mit der dem Metanotum angehörenden Flügelbasis, doch liegt sein episternaler Ansatz bedeutend höher als bei vorgenanntem Muskel (58). Er zieht den Unterrand des Metanotum stärker nach vorn als pm_5 (58), so daß der Flügel schräg rückwärts bewegt wird.

60. Musculus lateralis septimus metathoracis, segmentaler (tergalpleuraler) Flugmuskel $III\ pm_7$.

Die Insertionspunkte dieses winzigen Muskels (*D* 6) konnten nicht ganz genau bestimmt werden. Er setzt am Unterrande des Metanotum über dem hinteren Teile des Flügelgelenkes an und geht an die pleuralwärts gelegene Seite des Flügelansatzes. Er dürfte als Antagonist des pm_6 (59) zu betrachten sein (?).

3. Sternalmuskeln.

61) Musculus sternalis primus metathoracis, segmentaler Beinmuskel $III\ sm_1$.

Der dünne Muskel (*D* 4) verbindet die Metapophyse mit dem Innenrand der Coxa, so daß er das Bein von außen nach unten senkt.

62) Musculus sternalis secundus metathoracis, segmentaler Beinmuskel $III\ sm_2$.

Von dem Außenrand der Coxa geht der mäßig starke Muskel (*D*3—4) an die Metapophyse; er wirkt zusammen mit den Beinmuskeln *dvm*$_2$ (47) und *dvm*$_3$ (48) als Heber des Beines.

63) Musculus sternalis tertius metathoracis, segmentaler Beinmuskel *III sm*$_3$.

Der dünne Muskel (*D* 5) inseriert an der Metapophyse und geht an den Innenrand des Trochanter. Dadurch, daß er diesen nach oben zieht, wirkt er als Senker des Beines.

64) Musculus sternalis transversus metathoracis, segmentaler, ventraler Quermuskel *III sm*$_4$.

Ein nicht sehr starker Muskel (*D* 4); verläuft unter der ventralen Längsmuskulatur von dem einen Apophysenzapfen zum andern senkrecht zur ventralen Medianlinie. Er wölbt das Metasternum nach unten.

4. Längsmuskeln.

Da die Längsmuskeln von *Ephemerella* im einzelnen beschrieben werden sollen, verweise ich hier auf die unten folgende zusammenhängende Darstellung.

B. Der Mesothorax *II.*

1. Dorsoventralmuskeln.

65) Musculus dorsoventralis primus mesothoracis, segmentaler, vorderster Dorsoventralmuskel *II dvm*$_1$. Bei der Nymphe atypisch.

Der sehr starke Muskel (*D* 1) verbindet den vordersten Teil des Mesosternum mit dem vorderen Teile des Mesonotum. Er wirkt als kräftiger, indirekter Heber des Flügels, indem er den vorderen Teil des Mesonotum nach unten zieht.

66) Musculus dorsoventralis secundus mesothoracis, segmentaler, dorsoventraler Beinmuskel *II dvm*$_2$. Bei der Nymphe teilweise atypisch.

Der untere Ansatz dieses kräftigen Muskels (*D* 2) liegt am äußeren Vorderrande der Coxa; der Muskel geht dicht hinter dem vordersten Dorsoventralmuskel *dvm*$_1$ (65) an die vordere Fläche des Mesonotum; sein dorsaler Ansatz ist schwer von dem des letztgenannten Muskels zu unterscheiden. Durch Emporziehen des Vorderrandes der Coxa senkt der Muskel das Bein von hinten nach unten bzw. hebt dasselbe von unten nach vorn. Außerdem kommt er als indirekter Heber des Vorderflügels in Betracht.

Bei der Nymphe zeigt dieser Muskel ein eigentümliches Verhalten, indem er hier aus typischen und atypischen Faserbündeln gemischt ist;

die vordere, nach dem Kopfe zu gelegene Hälfte seines Querschnittes weist typischen, die hintere atypischen Bau auf.

67) Musculus dorsoventralis tertius mesothoracis, segmentaler, dorsoventraler Beinmuskel *II* dvm_3. Bei der Nymphe teilweise atypisch.

Dieser Muskel ist mittelkräftig (*D* 3); er geht von dem hinteren Innenrande der Coxa dicker werdend hinter dem vorgenannten Muskel dvm_2 (66) dorsalwärts und inseriert neben den höchsten Lagen des dorsalen Längsmuskels (114) am Mesonotum hinter dvm_2 (66). Er wirkt als Antagonist des Beinmuskels dvm_2 (66) durch Heben des Beines nach hinten. Wie der vorgenannte Muskel (66) ist auch dieser bei der Nymphe aus typischen und atypischen Bestandteilen gemischt; ein atypischer Kern wird von typischen Faserbündeln umschlossen; außerdem zeigt er in seinem lateral nach außen gelegenen Teil einige atypische Bündel.

68) Musculus dorsoventralis quartus mesothoracis, segmentaler, dorsoventraler Beinmuskel *II* dvm_4.

Von dem Innenrande des Trochanter zieht dieser ziemlich schwache Muskel (*D* 4) an den mittleren, unteren Teil des Mesonotum. Der Muskel wirkt als Bein-Flügelmuskel (Heber des Vorderflügels).

69) Musculus dorsoventralis quintus mesothoracis, segmentaler, dorsoventraler Flugmuskel *II* dvm_5.

Der dünne Muskel (*D* 4) entspringt an der Spitze der Mesapophyse und geht an den unteren, innen vom Flügel in das Innere hinunterragenden Rand des Mesonotum. Durch Abwärtsbewegen dieses Randes wirkt der Muskel als Heber des Flügels.

2. Pleuralmuskeln.

70) Musculus lateralis primus mesothoracis, segmentaler, sternalpleuraler, episternaler Beinmuskel *II* pm_1.

Der untere Ansatz desselben liegt außen von Beinmuskel dvm_2 (66) am vorderen Außenrande der Coxa, der obere hinter dem Prothoraxstigma am Vorderrande des Episternum. Der ziemlich kräftige Muskel (*D* 3) hebt den Vorderrand der Coxa und wird dadurch zum Senker des Beines.

71) Musculus lateralis secundus mesothoracis, segmentaler, sternalpleuraler, epimeraler Beinmuskel *II* pm_2.

Der schwache Muskel (*D* 4) inseriert am äußeren Hinterrande der Coxa und geht an den mittleren Vorderrand des Epimerum. Er ist einerseits Heber des Beines, anderseits Senker des Flügels.

72) Musculus lateralis tertius mesothoracis, segmentaler, sternalpleuraler, episternaler Beinmuskel *II* pm_3.

Ventral inseriert der dünne Muskel (*D* 4) neben dem unten folgenden pm_4 (73) am Trochanter; er verläuft gerade hinter pm_1 (70) an die untere Fläche des Episternum, wo er auf gleicher Höhe mit letztgenanntem Muskel ansetzt. Er bewegt den Innenrand des Trochanter aufwärts.

73) Musculus lateralis quartus mesothoracis, segmentaler, sternalpleuraler, episternaler Beinmuskel *II* pm_4.

Dieser Muskel (*D* 4) setzt zwischen dvm_4 (68) und pm_3 (72) am Trochanter an und inseriert oben an dem obersten Teile des Episternum unter der vordersten Strecke des Flügelgelenkes. Als Beinmuskel hebt er den Innenrand des Trochanter, als Flugmuskel zieht er das Episternum abwärts und ist daher als Senker des Flügels anzusehen.

74) Musculus lateralis quintus mesothoracis, segmentaler, sternalpleuraler, epimeraler Flugmuskel *II* pm_5.

Von der Spitze der Mesapophyse geht dieser dünne Muskel (*D* 4) an den endoskeletalen Zapfen des Epimerum. Er ist also ein Senker des Vorderflügels.

75) Musculus lateralis sextus mesothoracis, segmentaler, sternalpleuraler, epimeraler Flugmuskel *II* pm_6. Bei der Nymphe atypisch.

Der stärkste pleurale Flügelmuskel (*D* 1). Er beginnt ventral schräg hinter der Mesapophyse und inseriert pleural am endoskeletalen Zapfen des Epimerum, und zwar an dessen Hinterseite. Der Muskel senkt durch Herabziehen des Epimerum den Vorderflügel.

76) Musculus lateralis septimus mesothoracis, segmentaler, tergalpleuraler, episternaler Flankenmuskel *II* pm_7.

Der Muskel (*D* 5) beginnt vor dem oberen Ansatz des Beinmuskels pm_1 (70) am Vorderrande des Episternum und geht schräg nach vorn an den Unterrand des weit über dem Prothoraxstigma vorragenden Mesonotum. Die Funktion des Muskels ist nicht klar ersichtlich; wahrscheinlich spielt er für die Atmung eine Rolle, da seine Insertionen an den Grenzen der prothoracalen Stigmenhaut liegen.

77) Musculus lateralis octavus mesothoracis, segmentaler, tergalpleuraler Flugmuskel *II* pm_8.

Der untere, hintere Ansatz des sehr dünnen Muskels (*D* 6) liegt am Unterrande des Mesonotum, wo dieses nach unten in das Segment eine Falte schickt; der Muskel geht schräg aufwärts nach vorn an die episternale Seite der Flügelbasis. Er zieht die äußere Seite der Flügelwurzel und damit den Flügel nach hinten.

78) Musculus lateralis nonus mesothoracis, segmentaler, tergalpleuraler, episternaler Flugmuskel *II* pm_9.

Der ziemlich schwache Muskel (*D* 4) inseriert unmittelbar über pm_7 (76) am Vorderrande des Episternum, geht schräg aufwärts an den nach innen ragenden Rand des Mesonotum; hier setzt er vor dem dvm_5 (69) an. Der Muskel zieht den mittleren Unterrand des Mesonotum schräg nach unten, so daß der Flügel sich schräg rückwärts hebt.

79) Musculus lateralis decimus mesothoracis, segmentaler, tergalpleuraler, episternaler Flugmuskel *II* pm_{10}.

Von dem obersten Hinterrande des Episternum geht dieser dünne Muskel (*D* 4) an die dem Notum zugehörige Seite der Flügelbasis. Er unterstützt die Funktion des vorgenannten Muskels.

80) Musculus lateralis undecimus mesothoracis, segmentaler, tergalpleuraler, epimeraler Flugmuskel *II* pm_{11}.

Der pleurale Ansatz dieses Muskels (*D* 5) liegt am endoskeletalen Zapfen des Epimerum, der Muskel geht schräg aufwärts nach hinten an das Mesonotum. Er zieht das Epimerum nach oben und wirkt so entgegen den Muskeln pm_5 (74) und pm_6 (76).

81) Musculus lateralis stigmaticus primus mesothoracis, segmentaler, sternalpleuraler Stigmenmuskel *II* pm_{12}. Bei der Nymphe atypisch.

Schräg außen von pm_6 (75) beginnt der kurze Muskel (*D* 6) am Mesosternum und geht an die Stigmenhaut, wo er vor dem Stigma an einem winzigen Chitinplättchen inseriert. Er ist ein Stigmenöffner.

82) Musculus lateralis stigmaticus secundus mesothoracis, segmentaler, sternalpleuraler Stigmenmuskel *II* pm_{13}. Bei der Nymphe atypisch.

Gleich hinter dem vorgenannten Muskel geht dieser winzige Muskel (*D* 7) an die untere Hinterseite des Stigmas, wo er an einem sehr kleinen Chitinstück endigt. Auch dieser Muskel funktioniert als Öffner des Stigmas.

Muskeln, welche als besondere Stigmenschließer ausgebildet wären, sind nicht vorhanden. Das Schließen des Mesothoraxstigmas muß durch indirekte Muskelwirkung erfolgen.

3. Sternalmuskeln.

83) Musculus sternalis primus mesothoracis, segmentaler Beinmuskel *II* sm_1.

Der dünne Muskel (*D* 4) verbindet den vorderen Außenrand der Coxa mit der Mesapophyse. Er unterstützt und modificiert die Wirkung der Beinmuskeln dvm_2 (66) und pm_1 (70).

84) Musculus sternalis secundus mesothoracis, segmentaler Beinmuskel $II\ sm_2$.

Vom Innenrand der Coxa an die Mesapophyse, hier mit sm_1 (83) convergierend; seine Funktion ist fast entgegengesetzt der des vorhergehenden Muskels.

85) Musculus sternalis tertius mesothoracis, segmentaler Beinmuskel $II\ sm_3$.

Dieser Muskel geht (*D* 4) vom Innenrande der Coxa an die Mesapophyse. Er ist ein Senker des Beines in der Richtung von außen nach unten.

86) Musculus sternalis quartus mesothoracis, segmentaler Beinmuskel $II\ sm_4$.

Ein schwacher Muskel (*D* 5); er verbindet den Innenrand des Trochanter mit der Mesapophyse. Durch seine Tätigkeit wird das Bein medianwärts bewegt.

87) Musculus sternalis transversus mesothoracis, segmentaler, ventraler Quermuskel $II\ sm_5$.

Der ziemlich starke Muskel (*D* 3) verbindet die beiden Zapfen der (paarigen) Mesapophyse; er verläuft unter den Längsmuskeln, gleich über dem Bauchmark. Seine Contraction krümmt das Mesosternum nach unten.

4. Längsmuskeln.

Die eigentliche Längsmuskulatur siehe unten im Zusammenhange; hier sei nur genannt:

88) Musculus dorsalis mesothoracis, intersegmentaler Dorsalmuskel *II dm.* Bei der Nymphe atypisch.

Von der Mitte des Mesonotum geht der starke Muskel (*D* 2-1) an den unteren, äußerlichen Teil des Phragmas zwischen Meso- und Metathorax. Da er die Wölbung des Mesonotum nach unten zieht, ist er als indirekter Flugmuskel ein Heber des Vorderflügels.

C. Die Längsmuskulatur von Ephemerella ignita.

Der Beschreibung der Längsmuskulatur sind, wie schon hervorgehoben wurde, zugrunde gelegt die Verhältnisse, wie sie sich bei *Ephemerella ignita* vorfinden.

Die Längsmuskeln zeigen im allgemeinen eine platte, bandartige

Form, indem sie mit ihrer breiten Seite sich dem Segmentumfange anschmiegen; eine Ausnahme davon bilden die Längsmuskeln des Thorax, welche einen mehr oder weniger rundlichen oder ovalen Querschnitt besitzen. Der Faserverlauf ist meist parallel, doch divergieren die Fasern in denjenigen Muskeln, welche nicht am Rande, sondern auf der Fläche der Segmente inserieren, indem die Muskeln auf diese Flächen ausstrahlen. Fast alle Längsmuskeln zeigen auch bei der Nymphe einen typischen Bau; Ausnahmen sind vorhanden, wenn die Muskeln zu dem Flugvermögen in Beziehungen stehen. Die mehrfach intersegmentalen Muskeln liegen allgemein näher dem Darm, die einfach intersegmentalen näher dem Körperumfange.

Die Funktion der Längsmuskeln besteht ganz allgemein in einer Verkürzung des Körpers, besonders des Abdomens; wichtig vor allem sind die Muskeln für die Schwimmbewegungen der Nymphe, indem eine abwechselnde Tätigkeit der dorsalen und ventralen Muskeln ein Auf- und Abschlagen des Abdomens bewirkt. Ferner dient die Längsmuskulatur der intersegmentalen Verbindung der einzelnen Segmente, da ja die meisten Segmente nur durch dünne Häute miteinander in Zusammenhang stehen. Im Thorax werden die dorsalen Längsmuskeln bedeutsam für die Bewegung der Flügel, während im Abdomen die dorsalen Muskeln auch für die Bewegung der Kiemen in Frage kommen.

A. Dorsale Längsmuskeln.

(Taf. XXIV, Fig. 1.)

I. Einfach intersegmentale Längsmuskeln.

Einfach intersegmentale Längsmuskeln kommen dorsal in jedem Segmente vor. In den hinteren Abdominalsegmenten besitzen sie eine große Regelmäßigkeit der Anordnung, in den vorderen treten neue Muskeln hinzu. Im ganzen Abdomen der Nymphe und bei der Imago überhaupt zeigen alle Muskeln typische Querstreifung; atypisch sind bei der Nymphe die einfach intersegmentalen Muskeln von Meso- und Metathorax. Die mehrfach intersegmentale Muskulatur verläuft im allgemeinen fast parallel zur Medianlinie, während die einfach intersegmentalen Muskeln sich mit dieser mehr oder weniger kreuzen. Unter letzteren kann man im Abdomen eine regelmäßig wiederkehrende Anordnung unterscheiden; medianwärts liegen zwei Muskeln und ganz lateral einer; dazwischen erstreckt sich die mehrfach intersegmentale Muskulatur.

Achtes Abdominalsegment *VIIIa*

(Textfig. 7.)

89) Musculus dorsalis primus, tergaler, innerer Längsmuskel *VIIIa* dlm_1.

Dieser Muskel geht vom medianen Vorderrande des achten Abdominalsegmentes an den Vorderrand des neunten Tergits.

90) Musculus dorsalis secundus, tergaler, mittlerer Längsmuskel *VIIIa* dlm_2.

Dieser Muskel verläuft fast parallel zu dem vorhergehenden, lateral von diesem vom dorsalen Vorderrande des achten Abdominalsegmentes an den Vorderrand des neunten.

91) Musculus dorsalis tertius, tergaler, äußerer Längsmuskel *VIIIa* dlm_3.

Ein sehr kurzer Muskel; von dem hinteren Teile der seitlichsten Fläche des achten Abdominaltergits geht er an den tergalen Vorderrand des neunten Abdominalsegmentes.

Die drei Muskeln ziehen das neunte abdominale Tergit in das achte Segment hinein und bewirken dadurch eine Verkürzung des Abdomens bzw. eine Hebung des Hinterleibsendes.

Siebentes Abdominalsegment *VIIa*.

(Textfig. 18.)

92) Musculus dorsalis primus, tergaler, innerer Längsmuskel *VIIa* dlm_1.

Der Muskel geht vom Vorderrande des siebenten Abdominaltergits an den Vorderrand des achten, wie in *VIIIa*.

93) Musculus dorsalis secundus, tergaler, mittlerer Längsmuskel *VIIa* dlm_2.

Dieser Muskel entspricht in seiner ganzen Anordnung dem mittleren dorsalen Längsmuskel 90 in *VIIIa*.

94) Musculus dorsalis tertius, tergaler, äußerer Längsmuskel *VIIa* dlm_3.

Im siebenten Segmente ist dieser Muskel etwas länger als im achten, da er weiter vorn auf der seitlichen Fläche des Tergits im siebenten Segmente inseriert; im übrigen gleicht der Muskel dem dlm_3 im achten Abdominalsegmente.

Die Funktion der genannten Muskeln ist die gleiche wie im achten Segmente des Abdomens. Außerdem sind sie wohl als indirekte Senker der Tracheenkiemen von Bedeutung; dies gilt namentlich von dem äußeren Längsmuskel dlm_3, welcher unmittelbar innen von der Tracheenkieme verläuft. Indem die Muskeln, insbesondere also der letztgenannte, den dorsalen Vorderrand des achten Segmentes in das siebente hineinziehen, wird zugleich der hintere, untere Basalrand der Tracheenkiemen des siebenten Segmentes nach vorn geschoben und dadurch die Kieme gesenkt.

Sechstes bis erstes Abdominalsegment *VIa—Ia.*

Im sechsten bis ersten Abdominalsegmente stimmt die einfach intersegmentale Dorsalmuskulatur völlig mit der im siebenten Segmente überein; daher ist ihre Beschreibung im einzelnen überflüssig; ich beschränke mich auf ihre Aufzählung.

Sechstes Abdominalsegment *VIa.*

95) Musculus dorsalis primus, tergaler, innerer Längsmuskel $VIa\ dlm_1$.

96) Musculus dorsalis secundus, tergaler, mittlerer Längsmuskel $VIa\ dlm_2$.

97) Musculus dorsalis tertius, tergaler, äußerer Längsmuskel $VIa\ dlm_3$.

Fünftes Abdominalsegment *Va.*

(Textfig. 17.)

98) Musculus dorsalis primus, tergaler, innerer Längsmuskel $Va\ dlm_1$.

99) Musculus dorsalis secundus, tergaler, mittlerer Längsmuskel $Va\ dlm_2$.

100) Musculus dorsalis tertius, tergaler, äußerer Längsmuskel $Va\ dlm_3$.

Viertes Abdominalsegment *IVa.*

101) Musculus dorsalis primus, tergaler, innerer Längsmuskel $IVa\ dlm_1$.

102) Musculus dorsalis secundus, tergaler, mittlerer Längsmuskel $IVa\ dlm_2$.

103) Musculus dorsalis tertius, tergaler, äußerer Längsmuskel $IVa\ dlm_3$.

Drittes Abdominalsegment *IIIa.*

104) Musculus dorsalis primus, tergaler, innerer Längsmuskel $IIIa\ dlm_1$.

105) Musculus dorsalis secundus, tergaler, mittlerer Längsmuskel *IIIa* dlm_2.

106) Musculus dorsalis tertius, tergaler, äußerer Längsmuskel *IIIa* dlm_3.

Zweites Abdominalsegment *IIa*.

107) Musculus dorsalis primus, tergaler, innerer Längsmuskel *IIa* dlm_1.

108) Musculus dorsalis secundus, tergaler, mittlerer Längsmuskel *IIa* dlm_2.

109) Musculus dorsalis tertius, tergaler, äußerer Längsmuskel *IIa* dlm_3.

Erstes Abdominalsegment *Ia*.

110) Musculus dorsalis primus, tergaler, innerer Längsmuskel *Ia* dlm_1.

111) Musculus dorsalis secundus, tergaler, mittlerer Längsmuskel *Ia* dlm_2.

112) Musculus dorsalis tertius, tergaler, äußerer Längsmuskel *Ia* dlm_3.

Metathorax *III*.

(Textfig. 28.)

113) Musculus metanoti, dorsaler Längsmuskel des Metathorax *III dlm*. Bei der Nymphe atypisch.

Ein sehr kräftiger Muskel; er inseriert vorn am Metanotum und am hinteren Blatte des Phragmas mit großer Ansatzfläche und geht an das phragmaähnlich erweiterte Vorderende des ersten abdominalen Tergits. Seine Funktion bezieht sich auf das Flugvermögen; er wölbt das Metanotum nach oben und wird dadurch zum indirekten, aber sehr wirksamen Senker des Hinterflügels.

Mesothorax *II*.

(Textfig. 23, 24, 28, 29.)

114) Musculus mesonoti, tergaler Längsmuskel des Mesothorax *II dlm*. Bei der Nymphe atypisch.

Der stärkste Muskel der Ephemeriden überhaupt. Sein vorderer Ansatz liegt auf der vorderen Fläche des Mesonotum, wo dieses sich zum Prothorax herabsenkt; parallelfaserig zieht er sich hin zum Phragma am Vorderrand des Metathorax, dessen vorderes Blatt, soweit es im Inneren des Thorax liegt und noch darüber hinaus, ganz von seinem hinteren Ansatz eingenommen wird.

Der Muskel ist von größter Bedeutung für das Flugvermögen. Seine Tätigkeit wölbt das Mesonotum nach oben, so daß ein kräftiges Niederschlagen des Vorderflügels erzielt wird.

II. Mehrfach intersegmentale Muskeln.

Wie unter den einfach intersegmentalen Muskeln herrscht auch unter den mehrfach intersegmentalen im Abdomen eine große Regelmäßigkeit. Sie kommen vor in den Abdominalsegmenten *Ia* bis *VIIa*, sowie im Metathorax. Ihr Lageverhältnis zu den übrigen Längsmuskeln wurde schon erörtert. Bei ihrer Beschreibung erscheint es zweckmäßig, nicht wie bisher in anal-oraler Richtung vorzugehen, sondern umgekehrt, da sie vorn in den Segmenten beginnen und nach hinten sich nach und nach in einzelne Äste auflösen. Sie besitzen sämtlich bei Nymphe und Imago typische Struktur.

Metathorax *III.*

115) Musculus dorsalis metathoracis intersegmentalis, mehrfach intersegmentaler, tergaler Längsmuskel des Metathorax *III idlm*.

Unter dem einfach intersegmentalen Längsmuskel des Metathorax beginnt dieser im Querschnitt rundliche Muskel am Vorderrande des Metanotum, geht zwischen dem genannten Muskel und dem Darm nach hinten, überschlägt das erste Abdominalsegment, sendet einen Ast an den Vorderrand des zweiten Abdominaltergits, an welchem derselbe zwischen den Längsmuskeln *Ia* dlm_2 (111) und *IIa* dlm_2 (108) inseriert, und endigt selbst am dorsalen Vorderrande des dritten Abdominalsegmentes. Der Muskel dient der Verbindung von Thorax und Abdomen, vor allem auch der Schwimmbewegung als Heber des Abdomens.

Erstes Abdominalsegment *Ia.*

116) Musculus dorsalis intersegmentalis abdominis primus, doppelt intersegmentaler, tergaler Längsmuskel $idlm_1$.

Dieser Muskel inseriert vorn am seitlichen Rande des ersten Abdominaltergits, schickt einen Ast an den Vorderrand des zweiten Abdominaltergits und endigt am Vorderrande des dritten.

Zweites Abdominalsegment *IIa.*

117) Musculus dorsalis intersegmentalis abdominis secundus, doppelt intersegmentaler, tergaler Längsmuskel $idlm_2$.

Wie im ersten Abdominalsegment; der Muskel verbindet den Vorderrand des zweiten abdominalen Tergits mit dem Vorderrande des dritten (erster Ast) und des vierten (zweiter Ast).

Drittes Abdominalsegment *IIIa.*

118) Musculus dorsalis intersegmentalis abdominis tertius, doppelt intersegmentaler, tergaler Längsmuskel $idlm_3$.

Dieser Muskel entspricht durchaus dem vorgenannten im zweiten Segmente des Abdomens. Er geht vom dorsalen Vorderrande des dritten Segmentes an den Vorderrand des vierten bzw. des fünften.

Viertes Abdominalsegment *IVa.*

119) Musculus dorsalis intersegmentalis abdominis quartus, doppelt intersegmentaler, tergaler Längsmuskel $idlm_4$.

Zum Unterschiede von den entsprechenden Muskeln in den vorgenannten Segmenten inseriert dieser Muskel nicht mehr am Vorderrande, sondern auf der vorderen Fläche des vierten abdominalen Tergits; seine hinteren Insertionen liegen am tergalen Vorderrande von *Va* und *VIa.*

Fünftes Abdominalsegment *Va.*

120) Musculus dorsalis intersegmentalis abdominis quintus, doppelt intersegmentaler, tergaler Längsmuskel $idlm_5$.

Der Muskel verhält sich wie $idlm_4$ im vorhergehenden Segment. Er verbindet die vordere Fläche des fünften Tergits mit dem Vorderrand des sechsten und siebenten.

Sechstes Abdominalsegment *VIa.*

121) Musculus dorsalis intersegmentalis abdominis sextus, doppelt intersegmentaler, tergaler Längsmuskel $idlm_6$.

Entsprechend dem $idlm_5$ im voraufgehenden Segmente geht dieser Muskel in gleicher Anordnung vom sechsten zum siebenten bzw. achten Abdominalsegment.

Siebentes Abdominalsegment *VIIa.*

122) Musculus dorsalis intersegmentalis abdominis septimus, doppelt intersegmentaler, tergaler Längsmuskel $idlm_7$.

Wie in den übrigen Segmenten geht dieser Muskel von der vorderen Fläche des siebenten Abdominaltergits an den tergalen Vorderrand der Segmente *VIIIa* und *IXa.*

In den folgenden Segmenten ist keine mehrfach intersegmentale Muskulatur mehr vorhanden.

Die Funktion der mehrfach intersegmentalen Muskeln unterstützt die der einfach intersegmentalen; jene wirken besonders als Heber und Verkürzer des Abdomens.

B. Ventrale Längsmuskeln.

I. Einfach intersegmentale Längsmuskeln.

Allgemein läßt sich über die einfach intersegmentalen Muskeln folgendes sagen:

Sie zeigen in allen Segmenten mit Ausnahme des Thorax und der ersten beiden Abdominalsegmente große Regelmäßigkeit und Übereinstimmung; in allen Fällen besitzen sie die Ausbildung typischer Muskeln. Ihr vorderer Ansatz liegt näher der Medianlinie als der hintere, so daß die entsprechenden Muskeln der beiden Körperhälften nach hinten mehr oder weniger divergieren; sie verlaufen daher schräg zu der mehrfach intersegmentalen Muskulatur, wodurch eine erhöhte Leistungsfähigkeit bedingt wird. Es sind zwei Hauptgruppen zu unterscheiden: die eine liegt näher der Medianlinie innen von den mehrfach intersegmentalen Muskeln, die andre mehr lateral außen von letzteren unmittelbar innen von den Dorsoventralmuskeln; beide liegen unter der mehrfach intersegmentalen Muskulatur.

Achtes Abdominalsegment *VIIIa.*

123) Musculus ventralis primus, sternaler, innerer Längsmuskel *VIIIa* vlm_1 (= vlm_2 der Figuren und Tabellen).

Der Muskel inseriert nahe der Medianlinie am Vorderrande des achten Abdominalsternits, verläuft etwas schräg nach außen an den sternalen Vorderrand des folgenden Segmentes, wo er innen vom mehrfach intersegmentalen Muskel ansetzt.

124) Musculus ventralis secundus, sternaler, äußerer Längsmuskel *VIIIa* vlm_2 (= vlm_3 der Figuren und Tabellen).

Dieser Muskel inseriert unter dem mehrfach intersegmentalen Muskel auf dem hinteren Drittel des Sternits im achten Segmente, geht schräg nach außen unter dem mehrfach intersegmentalen Muskel durch und endigt nach kurzem Verlaufe am seitlichen Vorderrande des neunten Abdominalsternites.

Siebentes Abdominalsegment *VIIa.*

125) Musculus ventralis primus, sternaler, innerer Längsmuskel *VIIa* vlm_1.

Der vordere Ansatz dieses kurzen Muskels liegt fast median auf dem hinteren Drittel des siebenten Abdominalsternits; ferner inseriert der Muskel am Vorderrande des achten Segmentes.

126) Musculus ventralis secundus, sternaler, mittlerer Längsmuskel *VIIa* vlm_2.

Der Muskel beginnt am Vorderrande des siebenten Segmentes, geht außen von vorgenanntem Muskel vlm_1 (125) nach hinten und endigt (innen von der mehrfach intersegmentalen Muskulatur) am sternalen Vorderrande des achten Segmentes.

127) Musculus ventralis tertius, sternaler, äußerer Längsmuskel *VII* vlm_3.

Außen von dem vorhergehenden Muskel inseriert dieser unter dem mehrfach intersegmentalen Muskel auf der Fläche des siebenten Abdominalsternites ungefähr parallel neben dem vorderen Ansatze von vlm_1 (125). Er geht schräg nach außen unter dem mehrfach intersegmentalen Muskel durch und endigt am seitlichen Vorderrande des achten abdominalen Sternites.

Sechstes bis viertes Abdominalsegment *VIa—IVa.*

Im sechsten bis vierten Abdominalsegmente zeigt die ventrale Längsmuskulatur eine so große Übereinstimmung mit den Muskeln des siebenten Segmentes, daß eine einfache Aufzählung genügt; nur einige wenige Besonderheiten sind zu verzeichnen.

Sechstes Abdominalsegment *VIa.*

128) Musculus ventralis primus, sternaler, innerer Längsmuskel *VIa* vlm_1.

129) Musculus ventralis secundus, sternaler, mittlerer Längsmuskel *VIa* vlm_2.

130) Musculus ventralis tertius, sternaler, äußerer Längsmuskel *VIa* vlm_3.

Der vordere Ansatz dieses Muskels ist weiter nach vorn verlegt als im siebenten Abdominalsegmente, so daß hier der Muskel länger ist als dort.

Fünftes Abdominalsegment *Va.*

131) Musculus ventralis primus, sternaler, innerer Längsmuskel *Va* vlm_1.

Wie im sechsten Abdominalsegmente, doch ist der Muskel bedeutend länger als dort, weil sein vorderer Ansatz nach vorn gerückt ist.

132) Musculus ventralis secundus, sternaler, mittlerer Längsmuskel *Va* vlm_2.

133) Musculus ventralis tertius, sternaler, äußerer Längsmuskel *Va* vlm_3.

Der Muskel inseriert vorn zu Beginn der zweiten Segmenthälfte; sein Ansatz ist daher noch weiter vorgeschoben als im sechsten Segmente; zugleich ist er vorn etwas mehr nach innen gerückt.

Viertes Abdominalsegment *IVa.*

134) Musculus ventralis primus, sternaler, innerer Längsmuskel $IVa\, vlm_1$. Wie in *Va.*

135) Musculus ventralis secundus, sternaler, mittlerer Längsmuskel $IVa\, vlm_2$.

136) Musculus ventralis tertius, sternaler, äußerer Längsmuskel $IVa\, vlm_3$. Wie in *Va.*

Drittes Abdominalsegment *IIIa.*

137) Musculus ventralis primus, sternaler, innerer Längsmuskel $IIIa\, vlm_1$. Wie in *IVa.*

138) Musculus ventralis secundus, sternaler, mittlerer Längsmuskel $IIIa\, vlm_2$. Wie in *IVa.*

139) Musculus ventralis tertius, sternaler, erster äußerer Längsmuskel $IIIa\, vlm_3$.

Der Verlauf dieses Muskels ist im allgemeinen wie in den schon beschriebenen Segmenten, doch ist sein vorderer Ansatz noch mehr nach innen und etwas nach vorn geschoben, so daß er die mehrfach intersegmentale Muskulatur unter größerem Winkel kreuzt als in den andern Segmenten.

140) Musculus ventralis quartus, sternaler, zweiter äußerer Längsmuskel $IIIa\, vlm_4$.

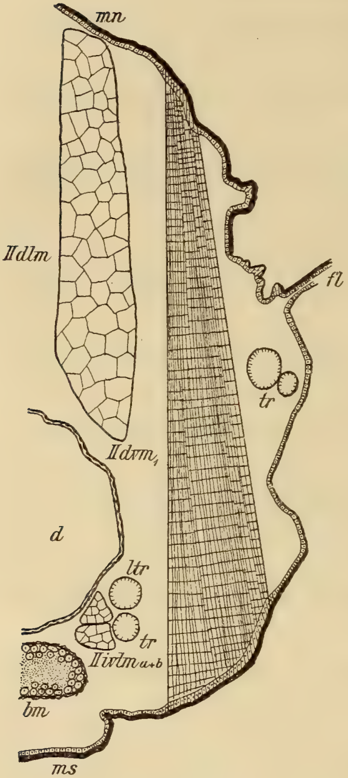
Dieser Muskel ist in den übrigen Segmenten nicht vorhanden. Vorn inseriert er als am weitesten lateralwärts gelegener Muskel am Vorderrande des Sternites im dritten Abdominalsegmente, geht dann neben dem vorgenannten Muskel vlm_3 (139) schräg nach hinten und setzt gleich außen neben diesem am seitlichen Vorderrande des vierten abdominalen Sternites an. Nach hinten convergiert er etwas mit dem vlm_3 (139).

Zweites Abdominalsegment *IIa.*

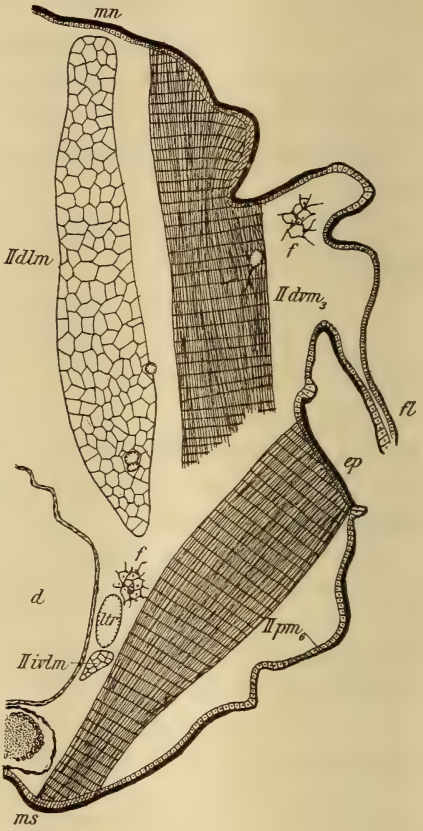
141) Musculus ventralis primus, sternaler medianseitiger Längsmuskel $IIa\, vlm_1$ (= vlm_2 der Figuren und Tabellen).

Dieser Muskel entspringt nahe der Medianlinie vorn auf dem Sternite, geht schräg auswärts nach hinten unter den mehrfach intersegmentalen Muskeln durch und inseriert am Vorderrande des dritten abdominalen Sternites.

142) **Musculus ventralis secundus**, sternaler, äußerer Längsmuskel *IIa* vlm_2 (= vlm_3 der Figuren und Tabellen).



Textfig. 23.



Textfig. 24.

Zwei Querschnitte durch die rechte Hälfte des Meso- bzw. Metathorax von *Ephemerella ignita* imag. ♂. Hierzu auch Textfig. 25. Vergr. 60. Die Serie beginnt vorn im Mesothorax. *mn*, Mesonotum; *ms*, Mesosternum; *ms'*, Metasternum; *ep*, Epimerum; *ph*, Phragma zwischen Meso- und Metathorax; *h*, Verbindungshaut zwischen *ph* und dem Mesonotum; *fl*, *fl'*, Flügel des Meso- bzw. Metathorax; *c*, Coxa; *tro*, Trochanter; *map*, Mesapophyse; *map'*, Metapophyse; *tr*, Trachee; *ltr*, laterale Längstrachee; *st*, Stigmenanfangstrachee; *StiII*, Stigma des Mesothorax; *d*, Darm; *f*, Fettkörper; *bm*, Bauchmark; *r*, Rückengefäß; *bk*, Blutkörperchen. — Dorsoventralmuskeln: $IIdvm_1$ (E 65), $IIdvm_2$ (E 66), $IIdvm_3$ (E 67), $IIdvm_4$ (E 68), $IIdvm_5$ (E 69); $IIIdvm_1$ (E 46), $IIIdvm_2$ (E 47), $IIIdvm_3$ (E 48), $IIIdvm_4$ (E 49), $IIIdvm_6$ (E 51), $IIIdvm_{7+8}$ (E 52, 53). — Pleuralmuskeln: *Ipm*, Pleuralmuskeln des Prothorax; *Im*, Muskeln des Prothorax; $IIpm_2$ (E 71), $IIpm_3$ (E 72), $IIpm_4$ (E 73), $IIpm_5$ (E 74), $IIpm_6$ (E 75), $IIpm_7$ (E 76); $IIIpm_1$ (E 54), $IIIpm_3$ (E 56), $IIIpm_4$ (E 57), $IIIpm_5$ (E 58), $IIIpm_6$ (E 59). — Sternalmuskeln: $IIsm_3$ (E 84), $IIsm_4$ (E 85), $IIsm_5$ (E 86), $IIIsm_1$ (E 61), $IIIsm_2$ (E 62), $IIIsm_4$ (E 64). — Längsmuskeln: *IIivlm* (E 145), $IIIvlm_1$ (E 143), $Iaivlm_2$ (E 148), *IIdlm* (E 114), *IIIdlm* (E 113), *IIIidlm* (E 115). — Muskeln der Coxa bzw. des Trochanter: *cm*, *trm*.

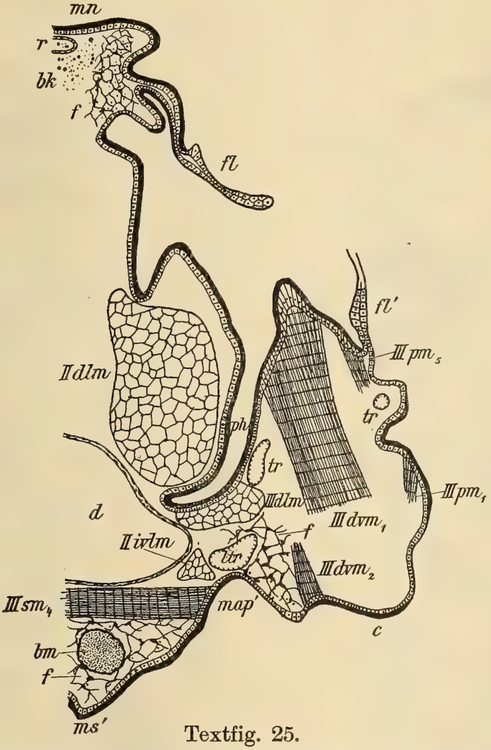
Etwa von der Mitte des Sternites geht dieser Muskel schräg rückwärts an den sternalen Seitenteil des folgenden Segmentes (*IIIa*).

Erstes Abdominalsegment *Ia.*

Im ersten Abdominalsegmente sind einfach intersegmentale Längsmuskeln ventral nicht vorhanden.

Metathorax *III.*

143) Musculus metasterni primus, ventraler, innerer Längsmuskel des Metathorax $III\ vlm_1$.



Textfig. 25.

Querschnitt durch die rechte Hälfte des Meso- bzw. Metathorax von *Ephemerella ignita* imag. ♂. Vergr. 60. Buchstabenbezeichnung siehe Textfig. 23 und 24.

Von dem medianwärts gelegenen Teile der Metapophysenbasis geht der kurze Muskel an den Vorderrand des ersten abdominalen Sternites.

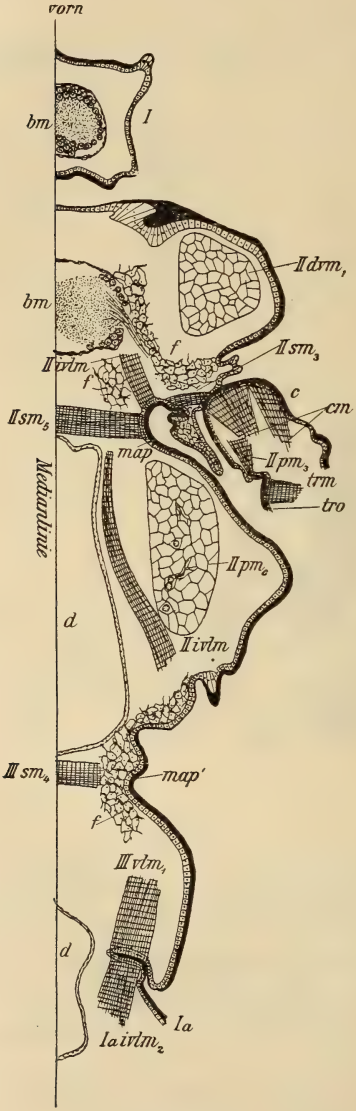
144) Musculus metasterni secundus, ventraler, äußerer Längsmuskel $III\ vlm_2$.

Der ebenfalls nur kurze Muskel inseriert an der Basis der Metapophyse und geht unter allen andern Längsmuskeln hindurch an den ventralen Vorderrand des ersten Abdominalsegmentes.

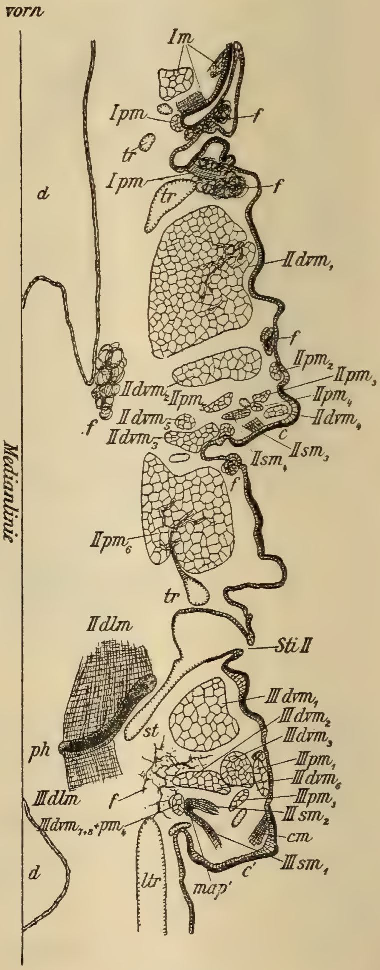
Der Mesothorax besitzt ventral keine einfach intersegmentale Längsmuskulatur.

II. Mehrfach intersegmentale Längsmuskeln.

Über die Lage der mehrfach intersegmentalen Längsmuskulatur ist zu sagen, daß sie über allen bis jetzt aufgezählten Längsmuskeln verläuft und letztere unter spitzem Winkel kreuzt, da sie fast parallel


vorn
bm
I
IIdvm1
bm
f
IIsm3
IIivlm
f
c
IIsm5
cm
map
IIpm3
trm
tro
Medianlinie
IIpm6
d
IIivlm
IIIsm4
map'
f
IIIvlm1
d
Ia
Iaivlm2

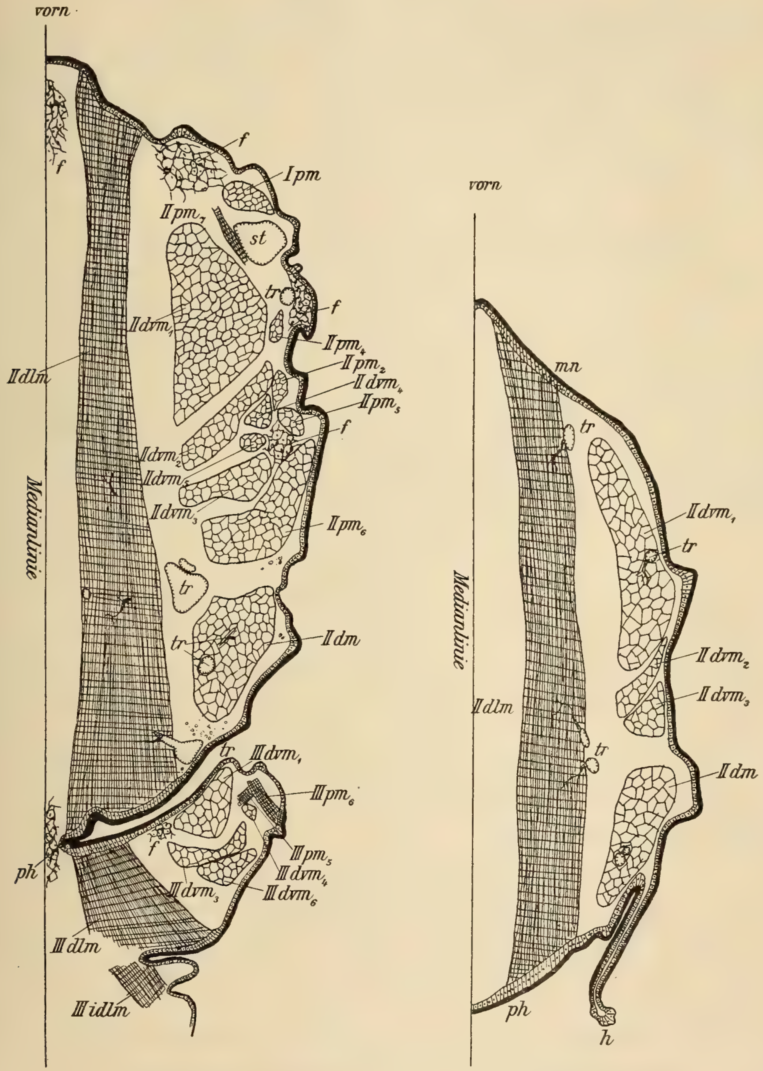
Textfig. 26.


vorn
Im
Ipm
f
tr
Ipm
f
d
tr
IIdvm1
f
IIpm2
IIpm3
IIdvm2
IIpm5
IIpm4
IIdvm5
IIdvm4
f
IIdvm3
c
IIsm4
IIsm3
Medianlinie
f
IIpm6
tr
IIdlm
StiII
IIIdvm1
IIIdvm2
IIIdvm3
st
IIIpm1
ph
IIIdvm6
IIIdlm
f
IIIpm3
IIIdvm7+8+pm4
IIIsm2
cm
d
c'
IIIsm1
ltr
map'

Textfig. 27.

Zwei Frontalschnitte durch die rechte Hälfte des Thorax von *Ephemerella ignita* imag. ♂. Hierzu auch Textfig. 28 u. 29. Vergr. 60. Die Serie beginnt ventral. Buchstabenbezeichnung siehe Textfig. 23 und 24.

zur Medianebene sich hinzieht. Ihr Vorkommen ist — wenn man die Zugehörigkeit der Muskeln auch hier nach dem vorderen Ansatz bestimmt — beschränkt auf den Thorax und das erste Abdominalsegment.


vorn
f
f
I pm
II pm_1
st
tr
f
II dvm_1
II pm_4
II dlm
II pm_2
II dvm_4
II pm_5
f
II dvm_2
II dvm_5
II dvm_3
II pm_6
Medianlinie
tr
tr
II dm
tr
III dvm_1
III pm_6
f
ph
III pm_5
III dvm_4
III dvm_3
III dvm_6
III dlm
III idlm
vorn
mn
tr
II dvm_1
tr
Medianlinie
II dvm_2
II dvm_3
II dlm
tr
II dm
ph
h

Textfig. 28. Textfig. 29.

Zwei Frontalschnitte durch die rechte Hälfte des Thorax von *Ephemerella ignita* imag. ♂. Fortsetzung zu Textfig. 26 und 27. Buchstabenbezeichnung siehe Textfig. 23 und 24. Vergr. 60.

Mesothorax *II.*

145) Musculus ventralis mesothoracis intersegmentalis, vielfach intersegmentaler, ventraler Längsmuskel *II ivlm.*

Der längste Muskel der Ephemeriden überhaupt; er beginnt am seitlichen Vorderrande des Mesosternum, wo dieses mit der Basis der Proapophyse verschmilzt, und zieht sich durch das ganze Abdomen hindurch, an alle Segmente mit Ausnahme des Metathorax und des zweiten Abdominalsegmentes einen Zweig abgebend. Zunächst sendet er einen Ast an die Vorderseite der Mesapophyse, geht dann innen an der Metapophyse vorbei in das Abdomen. Hier zweigt von ihm zunächst ein Bündel ab, welches am ersten Abdominalsternit seitlich neben dem vorderen Ansatze des ventralen Längsmuskels 148 (s. unten) inseriert; er verläuft dann über allen beschriebenen Längsmuskeln weiter, übergeht das zweite Abdominalsegment und sendet von jetzt ab einen Ast an den Vorderrand eines jeden Abdominalsternites vom dritten bis zum achten; der Insertionspunkt dieser Äste liegt zwischen den hinteren Ansätzen des mittleren und äußeren ventralen Längsmuskels. Der Muskel selbst endigt am Vorderrande des neunten Abdominalsternites.

Metathorax *III.*

146) Musculus ventralis metathoracis intersegmentalis, mehrfach intersegmentaler, ventraler Längsmuskel *III ivlm.*

Der vordere Ansatz dieses langen Muskels liegt an der Innenseite der Metapophyse; der Muskel geht fast parallel zur Medianlinie nach hinten; am Vorderrande des ersten Abdominalsegmentes gibt er einen Ast ab, welcher am lateralen Teile des Sternites inseriert; das zweite Abdominalsegment überschlägt er und endigt am Vorderrande des dritten Abdominalsternites.

Erstes Abdominalsegment *Ia.*

147) Musculus ventralis primus intersegmentalis abdominis, doppelt intersegmentaler, sternaler, medianseitiger Längsmuskel *Ia ivlm*$_1$.

Vom medianen Vorderrande des ersten Abdominalsternites verläuft dieser Muskel an das Sternit des dritten Abdominalsegmentes und inseriert hier am Vorderrande.

148) Musculus ventralis secundus intersegmentalis abdominis, doppelt intersegmentaler, sternaler, äußerer Längsmuskel *Ia ivlm*$_2$.

Dieser Muskel entspringt gleich außen neben dem vorgenannten (147) am ventralen Vorderrande des ersten Abdominalsegmentes; er verläuft etwas schräg nach hinten und auswärts und endigt an der lateralen Vorderkante des dritten Abdominalsternites.

Die ventralen Längsmuskeln wirken als Antagonisten der dorsalen; sie verkürzen das Abdomen bzw. biegen dasselbe nach unten, wie es beim Schwimmen für die Nymphe erforderlich ist. Einfach intersegmentale und mehrfach intersegmentale Muskeln haben darin eine einheitliche Funktion.

V. Zusammenfassende Betrachtung der Muskulatur.

Wenden wir uns nun zu einer allgemeinen, zusammenfassenden Betrachtung der Muskulatur.

Bei *Centroptilum* besitzt jedes der sieben kiementragenden Abdominalsegmente jederseits zwei Kiemenmuskeln; im ersten bis achten Abdominalsegment sind jederseits drei Dorsoventralmuskeln vorhanden, darunter je ein intersegmentaler. Im Metathorax zählt man (jederseits) sechs Dorsoventralmuskeln, von denen einer intersegmental verläuft, fünf Pleuralmuskeln und vier nur dem Sternum angehörige Muskeln; im Mesothorax treten auf sechs Dorsoventralmuskeln (alle segmental), elf Pleuralmuskeln und fünf Sternalmuskeln. Zusammen sind also vorhanden im Abdomen (soweit es beschrieben wurde) jederseits 14 Kiemenmuskeln und 24 Dorsoventralmuskeln; im Meta- und Mesothorax 16 Pleuralmuskeln, 12 Dorsoventralmuskeln und 9 Sternalmuskeln.

Die Gattung *Ephemerella* hat in jedem kiementragenden Segmente auf jeder Seite drei Kiemenmuskeln, im ersten bis siebenten Abdominalsegmente je vier Dorsoventralmuskeln, im achten deren drei, in jedem der genannten Segmente darunter einen intersegmentalen. Der Metathorax zeigt acht Dorsoventralmuskeln, darunter einen intersegmentalen, sieben Pleuralmuskeln und vier sternale Muskeln. Im Mesothorax finden sich fünf Dorsoventralmuskeln, 13 Pleuralmuskeln und fünf Sternalmuskeln. Im ganzen sind also jederseits (mit Ausnahme zweier thoracaler Quermuskeln, welche unpaarig sind) im Abdomen 15 Kiemenmuskeln, 31 Dorsoventralmuskeln, im Thorax (III und II) 13 Dorsoventralmuskeln, 20 Pleuralmuskeln und 9 sternale Muskeln ausgebildet.

Ephemerella hat also eine größere Anzahl einzelner Dorsoventral- und Pleuralmuskeln entwickelt als *Centroptilum*; ebenso besitzt sie mehr Kiemenmuskeln.

In beiden Gattungen steht die Dorsoventralmuskulatur in Beziehung zu den Beinen und Flügeln; die einzelnen Muskeln gehören (physiologisch) entweder zu einem der beiden Bewegungsorgane allein oder zu beiden gleichzeitig.

Die sternale Muskulatur weist in beiden Gattungen die größte Übereinstimmung auf, die ja bei der funktionell gleichen Aufgabe leicht zu verstehen ist.

Eine weitgehende Übereinstimmung findet sich auch in der Längsmuskulatur, was ebenso mit der bei allen Gattungen einheitlichen Aufgabe dieser Muskeln — hauptsächlich Schwimmbewegungen und intersegmentale Festigung im Abdomen, dazu Flugbewegungen im Thorax — zusammenfällt. *Ephemerella* besitzt — in jeder Körperhälfte — dorsal 26 einfach intersegmentale Längsmuskeln, ventral deren im ganzen 22; dazu kommen an mehrfach intersegmentalen Muskeln dorsal zusammen acht, ventral außerdem noch vier (abzüglich des Prothorax und der Abdominalsegmente *IXa* und *Xa*). Die mehrfach intersegmentalen Muskeln verlaufen im allgemeinen innen, d. h. in der Richtung nach dem Darm zu, von den einfach intersegmentalen; diese bilden einen flachen Belag der Segmentwände; sie haben sich im Abdomen in zwei Gruppen gesondert, eine median und eine lateral gelegene, zwischen denen die mehrfach intersegmentale Muskulatur verläuft. Durch den nicht parallelen Verlauf der einzelnen Muskelgruppen wird größere intersegmentale Festigkeit erreicht, da so verschieden gerichteten beugenden Kräften eine ebenso bzw. antagonistisch gerichtete Muskeltätigkeit gegenüber steht, oder um die Verhältnisse auf die aktive Beweglichkeit des Tieres auszudehnen, das Tier zweifellos den Körper infolge dieser Muskelanordnung kräftiger nach verschiedenen Seiten beugen kann als bei parallelen Längsmuskeln.

In der Literatur finden sich über die Muskulatur der Ephemeriden bzw. über einzelne Muskeln nur sehr wenige Angaben, welche zudem noch ungenau sind.

Die älteste anatomische Darstellung einer Ephemeride findet sich bei Swammerdam (1675). Auf der dritten Tafel gibt er die anatomische Abbildung einer Larve, deren Name nicht näher bestimmt ist. An Muskeln sind dargestellt und beschrieben im Meso- und Metathorax der große dorsale Längsmuskel (*E* 113, 114), die beiden ventralen Quermuskeln (*E* 64 und 87) und in jedem der beiden Thoraxsegmente je ein einheitlich erscheinendes Bündel Dorsoventralmuskeln, das jedesmal der gesamten Dorsoventral- und Pleuralmuskulatur entspricht. Bei den ventralen Längsmuskeln sind zwei Schichten dargestellt, eine innere gerade (= mehrfach intersegmentale Muskeln) und eine äußere schräg verlaufende. Irrtümlich ist die Auffassung, daß der »vordere Dorsoventralmuskel« (das vordere Muskelbündel) die Beine, der »hintere« (das Bündel des Metathorax) die Flügel bewege (siehe l. c. Tafelerklärung S. 408—412.)

Aubert (1853, S. 395) findet die Anordnung der Thoraxmuskulatur der Ephemeriden ähnlich wie bei Hymenopteren. Er erwähnt einen »Rückenmuskel« (= dorsaler Längsmuskel *E* 113, 114, *C* 54, 78), den er als Senker der Flügel bezeichnet, und einen »Seitenmuskel«, welcher als Heber der Flügel funktioniert; letzterer ist die gesamte Masse der Dorsoventral- und Pleuralmuskeln, welche allerdings bei nicht äußerst sorgfältiger makroskopischer Präparation ein sehr einheitliches Aussehen zeigt.

Bei Lubbock (1866, S. 482) sind zum ersten Male die Muskeln der Tracheenkiemen erwähnt. Mit Rathke hält er diese Muskeln für sehr einfach: in jedem Segmente ein einziges Paar von Muskeln, das ventrodorsal angeheftet ist. (Der Verweis Lubbocks auf Rathke [1860] ist insoweit unrichtig, als sich dort nichts über die Muskulatur findet.) Offenbar hat der Autor die eigentlichen Kiemenmuskeln übersehen und statt deren die abdominalen Dorsoventralmuskeln ins Auge gefaßt.

In seiner Arbeit über *Prosopistoma variegatum* hat Vayssière (1878) die gröbsten Muskeln dieser Form erwähnt, die wegen der ganz abweichenden Verhältnisse bei dieser Gattung hier nicht von Interesse sind. Derselbe Verfasser erwähnt (1882, S. 37) bei der Gattung *Leptophlebia* die Muskulatur der Tracheenkiemen. Es heißt dort: »L'insecte fait mouvoir ces organes (i. e. Tracheenkiemen) au moyen de muscles qui vont s'insérer à la partie antérieure interne de l'anneau qui les porte, les uns sur la plaque supérieure ou tergite, les autres sur les plaques ventrales (sternite et épisternite)«. Leider stand mir von der Gattung *Leptophlebia* kein Material zur Verfügung; da aber doch eine weitgehende Übereinstimmung der Kiemenmuskulatur überall vorhanden ist, so darf man annehmen, daß die ventral inserierenden Kiemenmuskeln Vayssières den direkten Kiemenmuskeln und den Dorsoventralmuskeln des Abdomens entsprechen, während die tergal inserierenden als ein Teil der dorsalen Längsmuskeln anzusehen sind, und zwar als der dorsale, äußere, einfach intersegmentale Längsmuskel der Abdominalsegmente (dlm_3 *E* 91—112).

Brauer (1885, S. 310) schreibt den Ephemeriden indirekte Flügelmuskeln zu.

Bei Fritze (1888, Fig. 12) findet sich die Abbildung eines Querschnittes durch den Mesothorax von *Baëtis fluminum* ♂. Der Schnitt zeigt ohne Bezeichnung den dorsalen Längsmuskel (*C* 78, *E* 114) und den sternalpleuralen, epimeralen Flugmuskel pm_6 (*C* 67, *E* 75).

Voss (1905, S. 703) schließt für die Ephemeriden aus deren systematischer Stellung zu den Libellen, der Form und der Bewegung der stets ungefalteten, fallschirmartig gebrauchten Flügel auf eine »senkrecht wirkende, auch bei Libellen nachgewiesene, sog. direkt wirkende Flankenmuskulatur (vgl. $pm_{1,\ 2,\ 3}$ und pm_6 bei *Gryllus*) als hauptsächliche Flugmuskulatur«. Genaue anatomische Untersuchungen fehlten bis dahin. Demgegenüber ist zu betonen, daß der dorsale Längsmuskel des Thorax, insbesondere der des Mesothorax (*C* 54, 78; *E* 113, 114) den stärksten Muskel der Ephemeriden überhaupt darstellt. Daher ist die Stellung der Ephemeriden in dem von Voss gegebenen Stammbaume (l. c. S. 732 und S. 736) entsprechend zu ändern. Die Ephemeriden rücken dadurch weiter ab von den Libellen, obwohl ja auch bei ihnen die Flankenmuskulatur für den Flug sehr in Frage kommt.

Es soll jetzt versucht werden, durch Vergleich der einzelnen Muskeln in den verschiedenen Segmenten desselben Tieres wie bei verschiedenen Formen eine morphologische Deutung der Muskulatur, insbesondere der Kiemenmuskulatur zu gewinnen.

Die Kiemenmuskeln und abdominalen Dorsoventralmuskeln von *Centroptilum*, *Ephemerella* und zum Teil von *Ecdyurus* sind in der Tabelle I zusammengestellt; die einander homologen Muskeln stehen in wagerechten Reihen nebeneinander.

Centroptilum besitzt in gleicher Ausbildung im ersten bis siebenten Abdominalsegmente jederseits zwei Kiemenmuskeln ($km_{e1,\ 2}$), welche beide als direkte Senker der Tracheenkieme funktionieren. Der untere Ansatz liegt hart außen neben dem ventralen Ansatze der Dorsoventralmuskeln, der obere an dem hinteren, unteren Basalrande der Tracheenkieme, so daß diese zwischen dem oberen Ende der Kiemenmuskeln und dem tergalen Ansatze der Dorsoventralmuskeln angeheftet ist. Bemerkenswert ist, daß die Kiemenmuskeln in denjenigen Segmenten, welche keine Tracheenkieme tragen, vollständig fehlen, also vom achten Abdominalsegment an. Bei der Imago inserieren die Kiemenmuskeln ventral unmittelbar vor den Abdominalstigmen, indem sie unter der Anfangstrachee der Stigmen hindurchgehen; ob und wie sie hier vielleicht als Atemmuskeln funktionieren, soll unten erörtert werden.

Die Dorsoventralmuskeln sind im Gegensatz zu den Kiemenmuskeln in den Segmenten *Ia* bis *VIIIa* des Abdomens gleichförmig ausgebildet. In jedem dieser Segmente sind zwei segmentale und ein intersegmentaler Muskel dieser Kategorie (paarig) vorhanden. Bei den segmentalen ist zu unterscheiden zwischen einem vorderen (dvm_1) und einem mittleren (dvm_2); jener ist nicht besonders stark ausgebildet, dieser ist ein breiter, platter Muskel; beide haben bei der Imago die Funktion von Atemmuskeln; der mittlere wirkt bei der Nymphe vor allem auch noch als indirekter Heber der Kieme. Hervorzuheben ist der lose Bau namentlich des mittleren Dorsoventralmuskels.

Der intersegmentale Dorsoventralmuskel (*idvm*) ist in den genannten Segmenten gleichmäßig ausgebildet. Seine Funktion ist allgemein die eines Drehers des Abdomens und eines Schwimm-Muskels, indem seine Tätigkeit gleichzeitig in allen Segmenten das Abdomen nach unten schlagen läßt.

Ganz besonders sei hier betont, daß im achten Abdominalsegmente nur Dorsoventral- und Längsmuskulatur vorhanden ist, in den davor liegenden Segmenten außerdem nur noch Kiemenmuskulatur.

Die Gattung *Ephemerella* hat als einzige der von mir untersuchten Formen drei direkte Kiemenmuskeln. Nach dem oberen Ansatze derselben sind zu unterscheiden ein vorderer (km_{e1}) als direkter Heber der Tracheenkieme, ein mittlerer (km_{e2}) und ein hinterer (km_{e3}) als direkte Senker derselben. Diese Muskeln sind in allen kiementragenden Segmenten — aber nur dort — gleichmäßig ausgebildet, wenn man von der etwas verschiedenen Dicke in den einzelnen Segmenten absieht. Der obere Ansatz des äußeren Kiemenmuskels (km_{e1}) liegt vor, der des mittleren (km_{e2}) und hinteren (km_{e3}) hinter der Tracheenkieme, alle drei außerhalb der Dorsoventralmuskeln, mit welchen die Kiemenmuskeln nach unten convergieren. Bei der Imago gehen letztere unter der Anfangstrachee der Abdominalstigmen hindurch. Die Kiemenmuskeln sind vorhanden entsprechend dem Vorkommen der Tracheenkiemen nur im dritten bis siebenten Abdominalsegmente, in den andern Segmenten (*Ia*, *IIa*, *VIIIa—Xa*) fehlen sie vollständig.

Wie die Kiemenmuskulatur, so ist auch die Dorsoventralmuskulatur, welche als Atemmuskulatur (bei der Imago) oder als Heber der Tracheenkiemen (bei der Nymphe, indirekt) wirkt, bei *Ephemerella* reicher differenziert als bei *Centroptilum*. Zunächst treffen wir im ersten bis achten Abdominalsegmente je einen vorderen (dvm_1) und einen mittleren (dvm_2) Dorsoventralmuskel, außerdem aber noch im ersten bis siebenten Abdominalsegmente einen hinteren Muskel (dvm_3), der allerdings nicht überall ganz gleich ausgebildet erscheint. Der kräftigste dieser drei segmentalen Muskeln ist der mittlere (dvm_2), der wie bei *Centroptilum* breit und platt ist. Der vordere (dvm_1) befindet sich wie bei den übrigen Ephemeriden ganz vorn am Segmentrande; der mittlere (dvm_2), innen von den Kiemenmuskeln, vor der zur Tracheenkieme vom Längsstamm kommenden Quertrachee, der hintere (dvm_3) aber hinter dieser, so daß die beiden letzteren in ihrem oberen Teile durch die genannte Trachee getrennt werden. Ventral convergiert der hintere (dvm_3) mit dem mittleren (dvm_2). Der obere Ansatz des dvm_3 liegt innen von dem der Kiemenmuskeln am Hinterrande des Tergits, so daß er zur Bewegung der Kiemen in nahe Beziehungen tritt. Im zweiten Abdominalsegmente, das keine Tracheenkieme besitzt, fehlt naturgemäß die erwähnte Quertrachee. Daher werden auch der mittlere (dvm_2) und hintere (dvm_3) Dorsoventralmuskel hier nicht mehr durch eine Trachee getrennt; der tergale Ansatz des hinteren (dvm_3) ist mehr nach vorn gerückt; ventral convergiert der Muskel stark mit dem dvm_2. Im ersten Abdominalsegmente, das ja ebenfalls ohne Kiemen ist, rückt der dvm_3 noch näher an den mittleren (dvm_2) heran, so daß man hier besser von einem sich dorsalwärts gabelnden Muskel spricht ($dvm_2 a$ und b). Ferner sind sehr zu beachten die Verhältnisse im achten Abdominalsegmente; hier fehlt der hintere Dorsoventralmuskel vollständig; es sind nur vorhanden ein vorderer (dvm_1) und ein locker gebauter, sehr breiter mittlerer (dvm_2). In allen Segmenten kommt außerdem ein gleichmäßig ausgebildeter, einfach intersegmentaler Dorsoventralmuskel vor (*idvm*).

In den Segmenten *Ia* bis *VIIIa* wiederholt sich dorsal in ganz gleichförmiger Weise der einfach intersegmentale, innere, dorsale Längsmuskel (dlm_1). (Hierzu die Tabelle II). Dasselbe gilt von dem mittleren (dlm_2) und äußeren (dlm_3), beides einfach intersegmentale Muskeln. Alle drei sind Verkürzer des Abdomens und vielleicht indirekte Kiemensenker. Zu den genannten Muskeln kommen die mehrfach intersegmentalen ($idlm_{1-7}$), welche dorsal ebenfalls eine große Regelmäßigkeit aufweisen. Der einzige mehrfach intersegmentale dorsale Längsmuskel ist vorhanden in den Abdominalsegmenten *Ia* bis *VIIIa*, stets in fast gleicher Ausbildung. Etwas weniger gleichmäßig differenziert ist die ventrale Längsmuskulatur. In den meisten Segmenten sind drei einfach intersegmentale Muskeln vorhanden, ein innerer (vlm_1), ein mittlerer (vlm_2) und ein äußerer (vlm_3). Beschränkt auf die Segmente *IIIa* bis *VIIa* ist der vlm_1; der vlm_2 ist zu treffen in den Segmenten *IIa—VIIIa*, ebenso der äußere (vlm_3). Im dritten Abdominalsegmente kommt noch ein vierter einfach intersegmentaler Muskel (vlm_4) hinzu.

Mehrfach intersegmentale Muskeln kommen ventral nur vor im ersten Segmente des Abdomens (*ivlm*$_1$, $_2$). Bemerkenswert ist, daß allgemein die vorderen Ansätze in den vorderen Abdominalsegmenten näher dem Vorderrande des Sternites liegen als in den letzten Segmenten, und daß die mehrfach intersegmentalen Muskeln nur vorn im Abdomen auftreten.

Bei *Centroptilum* stellen sich die Verhältnisse des Meta- und Mesothorax zueinander, wie folgt (vgl. hierzu die Tabelle III). Bei gleicher Anzahl der Dorsoventralmuskeln in den beiden Segmenten (je 6) zeigt es sich, daß die Pleuralmuskulatur im Mesothorax viel weiter in einzelne Muskeln differenziert ist als im Metathorax; dort sind elf, hier nur fünf Pleuralmuskeln vorhanden. Wenn auch die Zahl der Dorsoventralmuskeln in beiden Segmenten gleich ist, so besitzt doch nicht jeder Muskel des Metathorax einen homologen Muskel im Mesothorax. Den dorsoventralen Beinmuskeln des Metathorax (dvm_{1-4}) entsprechen im Mesothorax die gleichen Muskeln; in letzterem Segmente kommt noch ein weiterer dorsoventraler Beinmuskel hinzu ($II\ dvm_4$). Betreffs der einzelnen Homologien verweise ich auf die beigegebenen Tabellen. Als besonderer Muskel des Metathorax tritt ein intersegmentaler Dorsoventralmuskel auf. Der Unterschied in der Ausbildung der Pleuralmuskulatur der beiden in Rede stehenden Thoraxsegmente beruht auf der stärkeren Differenzierung der auf den Flug bezüglichen Flankenmuskeln im Mesothorax, dessen Flügel ja die Hinterflügel an Größe und somit an Bedeutung weit übertreffen; diese Tatsache ist leicht zu ersehen aus der Tabelle III und der schematischen Darstellung der Thoraxmuskeln in Fig. 1 der Taf. XXV.

Im Metathorax sind vorhanden vier sternalpleurale Beinmuskeln (pm_{1-4}), ebenso im Mesothorax (pm_{1-4}); aber diese Muskeln entsprechen einander nur zum Teil, indem einer der vier Muskeln ($III\ pm_3$; $II\ pm_4$) in den beiden Segmenten nicht übereinstimmend auftritt. Im Metathorax ist nur ein tergalpleuraler Flugmuskel (pm_5) vorhanden, der im Mesothorax ebenfalls vorkommt ($II\ pm_9$). Außerdem treten im Mesothorax noch fünf pleurale Muskeln auf, welche im Dienste der Flügelbewegung stehen, sowie ein Stigmenmuskel ($II\ pm_{11}$).

Die Sternalmuskeln stimmen in Meta- und Mesothorax völlig überein, abgesehen davon, daß der Mesothorax einen sternalen Beinmuskel mehr besitzt.

Der wichtigste Längsmuskel im Thorax ist der in Meta- und Mesothorax gleich ausgebildete dorsale einfach intersegmentale Längsmuskel (*dlm C* 54, 78), der für den Flug als indirekter Senker der Flügel die größte Bedeutung hat. Ihm entgegen wirkt der einfach intersegmentale

Dorsalmuskel im Mesothorax (*C* 80). Derselbe ist ursprünglich als ein Teil der Längsmuskulatur anzusehen, der auf der Fläche des Mesonotum beginnend an dem Vorderrande des Metathorax inserierte (man vergleiche dazu den dlm_3 der Abdominalsegmente). Durch Verschieben seines vorderen Ansatzes nach hinten und seiner hinteren Insertion nach unten bekam der Muskel einen so steilen Verlauf, daß man ihn füglich nicht geradezu Längsmuskel nennen mag. Die Verschiebung der Insertionspunkte ist zurückzuführen auf stärkere Inanspruchnahme des Muskels als Heber des Vorderflügels, da offenbar ein steiler Verlauf für diese Aufgabe vorteilhaft erscheint.

Bei *Ephemerella* zeigt der Metathorax ebenfalls weniger Muskeln als der Mesothorax; dort sind 15, hier 18 einzelne Muskeln vorhanden (s. Tabelle IV). Diese Differenz ist zurückzuführen auf die größere Anzahl Pleuralmuskeln im Mesothorax. Die fünf Dorsoventralmuskeln des Mesothorax haben homologe Muskeln im Metathorax; es sind segmentale Dorsoventralmuskeln und dorsoventrale Beinmuskeln. Außerdem sind im Metathorax besonders vorhanden zwei dorsoventrale Beinmuskeln und ein intersegmentaler Dorsoventralmuskel.

Sternalpleurale Beinmuskeln gibt es im Meta- und Mesothorax je vier; drei davon entsprechen einander, je einer hat eine besondere Ausbildung erfahren. Vier pleuralen Muskeln des Metathorax, welche für die Flugbewegung in Anspruch genommen werden, stehen im Mesothorax sieben derartige Muskeln gegenüber. Drei von den metathoracalen Muskeln wiederholen sich im Mesothorax, einer ist im Metathorax allein zu finden ($III\ pm_7$). Der Mesothorax zeichnet sich aus durch den Besitz eines Stigmas und infolgedessen durch das Vorkommen zweier sternalpleuraler Stigmenmuskeln.

Fast vollständig gleiche Ausbildung zeigt in Meta- und Mesothorax die Sternalmuskulatur, nur ist im Mesothorax ein sternaler Beinmuskel mehr vorhanden.

Die Längsmuskulatur ist in den beiden behandelten Thoraxsegmenten verschieden ausgebildet. Dorsal finden sich im Metathorax zwei Längsmuskeln, ein einfach und ein mehrfach intersegmentaler (*E* 113, 115); jener wiederholt sich in stärkster Entwicklung im Mesothorax (*E* 114); mehrfach intersegmentale Muskeln sind im Mesothorax nicht vorhanden. Die beiden einfach intersegmentalen Muskeln sind wirksame, indirekte Senker der Flügel. Für den Mesothorax ist als Antagonist zu nennen der einfach intersegmentale Dorsalmuskel als Heber des Vorderflügels. Im übrigen verweise ich auf den gleichen Muskel bei *Centroptilum* (*C* 80). Ventral finden sich in beiden Segmenten mehrfach intersegmentale Muskeln (*E* 146, 145), doch können sie nicht miteinander homologisiert werden. Im Metathorax sind zwei einfach intersegmentale Muskeln (*E* 143, 144) vorhanden, im Mesothorax fehlen solche. Den von mir im Mesothorax beschriebenen vielfach intersegmentalen ventralen Längsmuskel (*E* 145) könnte man wohl nach seinem vorderen Ansatze an der Proapophyse zum Prothorax rechnen. Da aber die Proapophyse vollständig auf die Grenze von Pro- und Mesothorax geschoben ist, der Muskel mithin sich überhaupt nicht durch den Prothorax hinzieht, und auch seine ganze Funktion sich auf die dem Prothorax folgenden Segmente bezieht, so erscheint es gerechtfertigt, denselben hier aufzuführen. Außerdem ist es sehr wohl denkbar, daß der Muskel ursprünglich am Vorderrande des Mesosternum inserierte, dann aber, da er stark in Anspruch genommen werden dürfte, auf die Proapophyse hinaufrückte, weil er so durch den höher liegenden, vorderen Ansatz wirksamer wird. Der Muskel ist von größter Bedeutung für die intersegmentale Festigung des ganzen Tieres und wird dieser Aufgabe durch die einzig dastehende Insertionsweise seiner Äste an fast jedem Segmente vollauf gerecht.

In der Muskulatur von *Centroptilum* und *Ephemerella* sind zunächst im Abdomen zwar keine principiellen Unterschiede, aber ziemlich weitgehende graduelle vorhanden. Hier wie dort treten dieselben Muskelkategorien in gleicher Anordnung, aber in verschieden weitgehender Differenzierung auf. Die abdominalen Muskeln von *Centroptilum* lassen sich mit entsprechenden Muskeln von *Ephemerella* homologisieren, wie das in Tabelle I für die Kiemen- und Dorsoventralmuskeln durchgeführt ist. Es ist darauf zu achten, daß der erste (km_{c1}) und zweite (km_{c2}) Kiemenmuskel von *Centroptilum* gleichzusetzen sind dem zweiten (km_{e2}) bzw. dritten (km_{e3}) Kiemenmuskel von *Ephemerella*. Die Gleichsetzung der Dorsoventralmuskeln ergibt sich auch ohne Schwierigkeit; natürlich fehlt dem dvm_3 *Ephemerellas* ein Homologon bei *Centroptilum*; bei der letzteren Form ist eine Differenzierung des mittleren Dorsoventralmuskels (dvm_2) in einen mittleren (dvm_2) und einen hinteren (dvm_3) noch nicht erfolgt, ebenso noch nicht im achten Abdominalsegment von *Ephemerella*, wo auch nur zwei segmentale Dorsoventralmuskeln vorhanden sind. Es ist daher der mittlere Dorsoventralmuskel des achten Abdominalsegmentes von *Ephemerella* ($VIIIa\, dvm_2$) gleichwertig dem mittleren Dorsoventralmuskel (dvm_2) von *Centroptilum*, sowie anderseits dem mittleren (dvm_2) und hinteren (dvm_3) Dorsoventralmuskel der übrigen Abdominalsegmente (*Ia—VIIa*) von *Ephemerella*, so daß der mittlere Dorsoventralmuskel (dvm_2) von

Centroptilum in seiner Gesamtheit gleichwertig ist dem zweiten (*dvm*$_2$) und dritten (*dvm*$_3$) Dorsoventralmuskel von *Ephemerella*. Auf die Kiemenmuskel komme ich unten zurück.

Die Längsmuskulatur stimmt bei *Centroptilum* und *Ephemerella* im allgemeinen überein; allerdings sind die mehrfach intersegmentalen Muskeln, so weit dies bei nicht sehr eingehender Untersuchung festgestellt wurde, bei *Centroptilum* nicht in der Weise ausgebildet wie bei der andern Gattung; auch ist der Bau der Muskeln aus einzelnen Bündeln noch lockerer als bei *Ephemerella*; aber die einfach intersegmentalen Muskeln unterscheiden sich in ihrer Anordnung nicht wesentlich von denen bei *Ephemerella*.

Zwischen *Centroptilum* und *Ephemerella* gibt es, was die Abdominalmuskulatur anbetrifft, vermittelnde Übergänge in den Gattungen *Ecdyurus* und *Habrophlebia*. Diese beiden Formen besitzen in jedem kiementragenden Segmente, wie oben schon geschildert wurde, drei segmentale Dorsoventralmuskeln, aber nur zwei direkte Kiemenmuskeln. Der vordere Dorsoventralmuskel dieser Formen ist homolog dem *dvm*$_1$ von *Centroptilum* und *Ephemerella*; ferner der mittlere von *Ecdyurus* und *Habrophlebia* dem *dvm*$_2$ von *Centroptilum* und *Ephemerella*; endlich ist der hintere Dorsoventralmuskel (*dvm*$_3$) in den Gattungen *Ecdyurus*, *Habrophlebia* und *Ephemerella* gleichwertig; er ist am kräftigsten ausgebildet bei *Ephemerella*, am schwächsten bei *Ecdyurus*; *Habrophlebia* steht in der Mitte. Die beiden Kiemenmuskeln von *Ecdyurus* und *Habrophlebia* sind Senker der Kiemen; sie sind gleichzusetzen den Kiemenmuskeln bei *Centroptilum* bzw. dem zweiten und dritten Kiemenmuskel bei *Ephemerella*. Daß sie ebenfalls in kiemenfreien Segmenten in keiner Weise anzutreffen sind, wurde schon erwähnt. Alles in allem genommen ist also die Abdominalmuskulatur von *Ephemerella* weiter in der Differenzierung vorgeschritten als bei *Centroptilum*.

Vergleichen wir nun den Thorax der beiden Gattungen (Tabelle *V*).

Im Metathorax spingt sofort ein Unterschied in die Augen: *Ephemerella* hat mehr einzelne Dorsoventralmuskeln und Pleuralmuskeln als *Centroptilum*. Sämtliche Dorsoventralmuskeln von *Centroptilum* wiederholen sich bei *Ephemerella*; hier kommt noch ein weiterer dorsoventraler Beinmuskel hinzu. *Centroptilum* hat fünf, *Ephemerella* sieben Pleuralmuskeln. Betreffs der einzelnen Homologien verweise ich auf die genannte Tabelle. *Centroptilum* zeigt einen sternalpleuralen Beinmuskel mehr, *Ephemerella* dagegen drei pleurale Flugmuskeln.

Im Mesothorax zählt man allerdings bei *Centroptilum* einen Dorsoventralmuskel mehr (*C* 59); *Ephemerella* hat einen dorsoventralen Beinmuskel weniger, aber letztere Gattung zeigt eine größere Anzahl Pleuralmuskeln, so daß auch im Mesothorax die Zahl der einzelnen Muskeln bei *Ephemerella* wenigstens um eins größer ist als bei *Centroptilum.* Die Dorsoventralmuskeln von *Ephemerella* haben sämtlich homologe Muskeln bei *Centroptilum*; der dorsoventrale Beinmuskel dvm_4 (*C* 59) von *Centroptilum* findet einen entsprechenden Muskel nur im Metathorax von *Ephemerella* (dvm_5, *E* 50). Mit Ausnahme eines episternalen Flugmuskels (pm_{10}, *C* 71) wiederholen sich die Pleuralmuskeln von *Centroptilum* bei *Ephemerella*; letztere Form besitzt dagegen zwei pleurale Flugmuskeln (*E* 78, 80) und einen Stigmenmuskel (*E* 81), welche bei *Centroptilum* nicht vorhanden sind.

Die sternale Muskulatur zeigt bei beiden zur Besprechung stehenden Gattungen völlige Übereinstimmung.

Ebenso ist die Längsmuskulatur im Thorax dorsal vollständig gleich, ventral ist sie bei *Centroptilum* einfacher; nur ein (paariger) Muskel zieht hier von der Pro- zur Mesapophyse; andre ventrale Längsmuskeln sind im Mesothorax nicht vorhanden. An der Metapophyse beginnen dann die zum Abdomen gehenden Längsmuskeln.

Zwischen den Muskeln der Nymphe und der Imago besteht ein schon genannter Unterschied bei allen Ephemeriden, nämlich das Auftreten atypischer Muskeln im Thorax der Nymphe. Dies atypische Verhalten ist zurückzuführen auf Untätigkeit oder wenigstens geringe Inanspruchnahme der Muskeln, wie Voss (1905, S. 503) das für *Gryllus domesticus* betont. Die im nymphalen Zustande bei Ephemeriden atypischen Muskeln sind sämtlich solche, welche auf das Landleben der Tiere Bezug haben, also in erster Linie Flugmuskeln und dann auch Stigmenmuskeln (die in Frage kommenden Muskeln sind in den schematischen Zeichnungen durch blaue Linien gekennzeichnet). Sie wurden genau festgestellt bei *Centroptilum* und *Ephemerella*; bei beiden Gattungen sind es dieselben Muskeln; allerdings war die atypische Beschaffenheit nicht stets in gleichem Grade ausgeprägt. Von den Dorsoventral- und Pleuralmuskeln sind hier zu nennen im Mesothorax dvm_1 (*C* 56, *E* 65), dvm_2 (*C* 57, *E* 66), dvm_3 (*C* 58, *E* 67); pm_6 (*C* 67, *E* 75); im Metathorax dvm_1 (*C* 39, *E* 46). Ferner sind atypisch die dorsalen Längsmuskeln *C* 78, 54 und *E* 113, 114, der Dorsalmuskel des Mesothorax (*C* 80, *E* 88) und die Stigmenmuskeln des Mesothorax (und des Prothorax). Die Umwandlung des atypischen nymphalen Muskels in einen typischen imaginalen erfolgt nicht gleichzeitig im ganzen Umfange des Muskels, sondern nach und nach von einer Seite oder einzelnen Stellen des Muskels aus. So fand ich z. B. den dorsalen Längsmuskel des Mesothorax in seinen oberen (dorsalen) Schichten noch atypisch, während seine unteren Schichten schon mehr oder weniger typischen Bau besaßen. Des Näheren wurde der Vorgang der Umbildung nicht untersucht. Vielleicht ist auch durch die allmähliche Umbildung zu erklären, daß bei *Ephemerella* zwei dorsoventrale Beinmuskeln (*E* 66, 67) mit nur teilweise atypischem Bau gefunden wurden (bei mehreren Exemplaren in ganz übereinstimmender Weise), während die entsprechenden Muskeln von *Centroptilum* (*C* 57, 58) vollständig atypisch waren. Daß die histologische Beschaffenheit der Muskeln auf die Stärke ihrer Funktion zurückgeht, ist leicht ersichtlich. Im Metathorax gibt es unter den Beinmuskeln keine atypischen; da die Bedeutung der Hinterflügel nicht sehr groß ist und deren Bewegung wegen ihrer verhältnismäßig geringen Flächengröße weit geringere Kräfte beansprucht als im Mesothorax, so werden die metathoracalen Beinmuskeln beim Übergange zum Landleben nicht wesentlich mehr belastet, obwohl sie ja auch indirekt für die Flügelbewegung in Frage kommen. Ihre Inanspruchnahme ist also die gleiche im Wasser- wie im Luftleben, zumal die Beinbewegungen der Imago unbedeutender sind als die der Nymphe. Hand in Hand mit dieser gleichen Belastung geht gleichförmige histologische Beschaffenheit. Anders liegen die Verhältnisse im Mesothorax; die dorsoventralen Beinmuskeln erhalten durch die Bewegung der großen Vorderflügel eine wesentliche größere Aufgabe; dementsprechend sind hier bei der Nymphe atypische Muskeln vorhanden. Ohne Weiteres klar ist die Sachlage bei denjenigen atypischen Muskeln, welche nur für Flug und Atmung (Luftatmung) in Betracht kommen (die atypischen Muskeln des Metathorax und die des Mesothorax ohne die besprochenen Beinmuskeln). Die bei der Nymphe funktionslosen Muskeln haben bei der Imago die wichtigsten Funktionen übernommen (Flug und Atmung) und sind dementsprechend typisch gebaut. Zu entscheiden wäre noch die Frage, ob die genannten Muskeln sich von vornherein als atypische entwickeln, oder ob sie zunächst wie typische Muskeln sich anlegen, dann infolge mangelhafter Funktion rückgebildet werden oder in der Ausbildung stehen bleiben und erst gegen das Ende der postembryonalen Entwicklung typischen Charakter wieder erlangen. Ferner bedarf die Erscheinung der Klarlegung, daß eine ganze Anzahl Muskeln, welche sicherlich mit Flug und Luftatmung in engstem Zusammenhange stehen, schon bei der Nymphe typisch angetroffen werden. Die Entscheidung über diese beiden Punkte dürfte einen Beitrag bilden zur Stammesgeschichte der

Ephemeriden, da sie jedenfalls in Beziehungen zu bringen sind mit der ursprünglich luftatmenden Lebensweise der Ephemeriden. Auch der Umbildungsvorgang der atypischen Form in die typische wäre noch zu prüfen.

Die Muskulatur der Ephemeriden bietet gute Belege dafür, daß besonders starke oder besonders gerichtete Inanspruchnahme einer Muskelkategorie oder einzelner Muskeln weitere Differenzierungen in der Muskulatur zur Folge hat, sei es die Abspaltung einzelner Muskeln von der Gesamtkategorie oder weitere Ausbildung der schon vorhandenen Einzelmuskeln. Für den ersteren Vorgang, nämlich die Zerlegung einer ursprünglich jedenfalls einfacheren Kategorie in eine größere Anzahl einzelner Muskeln, bietet die Längsmuskulatur ein gutes Beispiel (vgl. dazu Voss 1905, S. 501, Roux 1883). Hier ist die Sonderung insbesondere der einfach intersegmentalen Muskulatur überhaupt und auch der dorsalen mehrfach intersegmentalen Muskulatur in eine Reihe selbständiger Muskeln zu verstehen »aus verschieden gerichteter mechanischer Beanspruchung«, wie solche für das Abdomen der Nymphe leicht einzusehen ist. Aus dem gleichen Grunde stärkerer Beanspruchung hat sich die mehrfach intersegmentale Muskulatur in besonderer Weise am proximalen Ende des Abdomens ausgebildet, da bei dem Auf- und Abschlagen des Hinterleibes hier die Biegungsstelle des Körpers liegt, welche offenbar erhöhte intersegmentale Festigkeit und Leistungsfähigkeit verlangt. Ferner ist die abdominale Dorsoventralmuskulatur aus gleichem Grunde in einzelnen Segmenten besonders differenziert, nämlich unter dem Einfluß der Tracheenkiemen, da die Muskeln als indirekte Beweger dieser Organe in Tätigkeit treten. In den kiemenfreien Segmenten — achtes Abdominalsegment — stimmt die Dorsoventralmuskulatur bei allen Gattungen überein. Dieses Segment liefert auch den Beweis dafür, daß die Differenzierung der Dorsoventralmuskeln nicht infolge ihrer Eigenschaft als Atemmuskeln im Luftleben, also infolge von (physiologischen) Beziehungen zu den Stigmen erfolgt ist, da gerade das achte Abdominalsegment das am besten ausgebildete, vielleicht einzige funktionierende Stigma des Abdomens aufweist, aber zugleich bei allen Formen die einfachsten Verhältnisse der (segmentalen) Dorsoventralmuskulatur (einen vorderen dünnen und einen mittleren, sehr breiten Dorsoventralmuskel). Sobald dagegen Tracheenkiemen auftreten, bleibt die Dorsoventralmuskulatur nicht unverändert, wenigstens nicht bei allen Gattungen; in manchen Fällen (*Ephemerella*, *Ecdyurus*, *Habrophlebia*) tritt ein dritter segmentaler Dorsoventralmuskel hinzu, der durch seine Anordnung ganz besonders als indirekter Heber der Kiemen geeignet ist.

Daß auch für die weitere Ausbildung des einzelnen Muskels in topographisch-anatomischer Hinsicht das physiologische Moment von größter Bedeutung ist, zeigt sehr schön der intersegmentale Dorsalmuskel des Mesothorax (*C* 80, *E* 88). Wie schon gesagt wurde, ist derselbe von der Längsmuskulatur herzuleiten. Seine Wirksamkeit ist in erster Linie bedingt durch seinen steilen Verlauf; dieser ist hergestellt durch Verlagerung des vorderen Ansatzes nach hinten, des hinteren nach unten. Durch das Bestreben, die Leistungsfähigkeit des Muskels zu erhöhen, ist zu verstehen, daß der hintere Ansatz bei *Ephemerella* bedeutend weiter nach unten gezogen ist als bei *Centroptilum*, weil hierdurch ein noch steilerer Verlauf des Muskels erzielt wird.

Ursprünglich war die auf den Flug bezügliche Pleuralmuskulatur jedenfalls in Meta- und Mesothorax gleich; größere Ausbildung des Vorderflügels führte durch stärkere Inanspruchnahme zur reicheren Entfaltung der pleuralen Muskulatur im Mesothorax. Vielleicht kommen allerdings für die einfachere metathoracale Muskulatur Rückbildungen in Frage; doch lassen sich solche nicht erweisen.

Differenzierungen der Muskulatur können zu Neu- oder Umbildungen im Chitinskelet führen. Nur dadurch ist die eigentümliche Ausgestaltung zu erklären, welche das Phragma zwischen Meso- und Metathorax erfahren hat. Die dorsalen, kräftig entwickelten Längsmuskeln, besonders der des Mesothorax, bedurften vergrößerter Ansatzflächen; so kam eine Erweiterung des vorderen Blattes nach außen zustande; ferner bedingte die außerordentlich starke Entwicklung des mesothoracalen Längsmuskels eine Erweiterung des Mesothorax in dorsoventraler Richtung; infolgedessen wurde das vordere Blatt des Phragmas zur hinteren Verschlußplatte des Mesothorax, zugleich dem Längsmuskel eine sehr vergrößerte Ansatzfläche bietend. Auf die Erweiterung des äußeren Phragmateiles nach unten hatte der schon mehrfach erwähnte Dorsalmuskel (*C* 80, *E* 88) großen Einfluß, da nur eine Ausdehnung des Phragmas nach unten eine steilere Stellung des Muskels ermöglichte. Bei Homologisierung von Chitinskeleten oder von Teilen derselben ohne Kenntnis der Muskulatur ist daher die größte Vorsicht geboten, wie Voss (1905, S. 453) treffend betont.

Allgemein kann man sagen: Der ursprünglich einfache Zustand der Muskulatur ist durch physiologische Momente, d. h. durch Herantreten spezieller Aufgaben in einen komplicierteren übergeführt, in welchem die einzelnen Muskelkategorien sich mehr und mehr in einzelne

Muskeln auflösen, die aber den Charakter der Kategorie bewahren. Umgekehrt folgt aus einer besonderen Diffferenzierung der Muskeln das Vorhandensein einer besonderen physiologischen Aufgabe, oder falls eine solche jetzt nicht nachzuweisen ist, das ehemalige Vorhandensein einer solchen. Letzteres ist der Fall im ersten und zweiten Abdominalsegmente von *Ephemerella.* In diesen beiden kiemenfreien Segmenten weist die Dorsoventralmuskulatur eine Ausbildung auf, wie sie nur noch in den folgenden kiementragenden Segmenten vorkommt. Da keine Tracheenkiemen vorhanden sind und auch keine andern Organe auftreten, mit denen sie in Beziehungen stehen könnten, ist die Funktion der Dorsoventralmuskeln die gleiche wie in den andern kiemenfreien Segmenten, in diesem Falle wie im achten Abdominalsegmente, und zwar ist die Hauptaufgabe dieser Muskeln die Abplattung des Abdomens zwecks Atmung. Diese gleichmäßige Funktion führt aber zu keiner weiteren Differenzierung, wie oben gezeigt wurde. Daher ist es nur denkbar, die Ausgestaltung der Dorsoventralmuskeln im ersten und zweiten Abdominalsegmente von *Ephemerella* in Beziehung zu bringen mit Tracheenkiemen, welche im Laufe der Entwicklung verloren gegangen sind. Im ersten Segmente sind die Kiemen früher verschwunden als im zweiten, wie der schon wieder stark vereinfachte Zustand der Muskeln zeigt. Gestützt wird die Behauptung von dem Schwinden der Tracheenkiemen auch noch durch die jedenfalls gerechtfertigte Anschauung, daß ursprünglich wenigstens alle vorderen Abdominalsegmente der Ephemeriden in gleicher Weise mit Kiemen ausgestattet waren, wie ja die weitaus meisten Gattungen sieben Paar Tracheenkiemen aufweisen.

Das dauernde Fehlen einer Funktion führt zum gänzlichen Schwund von Muskeln. Das zeigt sich im Fehlen der direkten Kiemenmuskeln im ersten und zweiten Abdominalsegmente von *Ephemerella* und im Mangel an abdominaler Pleuralmuskulatur bei Ephemeriden überhaupt. Daß die Pleuralmuskulatur in den kiemenlosen Segmenten vollständig fehlt, erhellt ohne weiteres aus den anatomischen Befunden, welche neben Längsmuskeln nur Dorsoventralmuskeln aufweisen, die als solche bei der typischen Ausbildung des Abdominalskeletes der Imago unzweifelhaft zu erkennen sind. Bei den kiementragenden Segmenten könnte man auf den Gedanken kommen, die Kiemenmuskeln als Pleuralmuskeln anzusprechen, zumal vielfach ohne weiteres pleurale Natur der Tracheenkiemen angenommen wird. Auf diese Möglichkeit komme ich gleich näher zu sprechen. Der Schwund der abdominalen Pleuralmuskeln wird verständlich durch den Mangel einer Funktion, der sehr frühzeitig aufgetreten sein muß, weil überhaupt keine Spur der fraglichen Muskeln mehr vorhanden ist. Die eigentliche Aufgabe dieser Muskeln ist die Unterstützung der Atmung, speziell der Luftatmung. Im Abdomen der Ephemeriden ist diese offenbar sehr reduciert, wie aus der Ausbildung der Stigmen erhellt.

Außerdem wurden die Muskeln in dieser Eigenschaft während des langen Wasserlebens funktionslos; schließlich führten beide Umstände zur völligen Reduktion der Muskeln. Am ehesten hätte man ihre Erhaltung im achten Abdominalsegmente erwarten sollen, weil hier das bedeutendste Abdominalstigma vorhanden ist; aber gerade in diesem Segmente sind die Pleuralmuskeln bei allen Formen unzweifelhaft spurlos verloren gegangen.

Zweifellos stellt die Gattung *Ephemerella* eine weiter entwickelte Form dar als die Gattung *Centroptilum*. *Ephemerella* hat sich bereits bedeutend weiter von dem einfacheren Urtypus entfernt als *Centroptilum*.

Das zeigt sich vor allem

1) in der Ausbildung einer größeren Anzahl einzelner Muskeln sowohl im Abdomen wie im Thorax als bei *Centroptilum*. Die ursprünglich einfach ausgebildet zu denkenden Muskelkategorien sind durch neue funktionelle Anpassungen bereits weiter zerspalten als bei *Centroptilum*.

2) Damit geht Hand in Hand die nicht mehr einfache Form der Tracheenkiemen bei *Ephemerella*. Als ursprünglichere Form der Tracheenkieme ist anzusehen eine einfache, blatt- oder fadenförmige Bildung, wie sie bei *Centroptilum* und u. a. auch bei *Baëtis* vorhanden ist. *Ephemerella* und *Ecdyurus* haben außer den Kiemenblättern noch Anhängsel an diesen, *Habrophlebia* besitzt verzweigte Kiemen. Dementsprechend weist die Muskulatur von *Centroptilum* und *Baëtis* die größte Übereinstimmung auf; *Ecdyurus* und *Habrophlebia* neigen schon nach *Ephemerella* hinüber.

3) Der vorgeschrittenere Zustand von *Ephemerella* geht auch aus dem Umstande hervor, daß ursprünglich mindestens sieben Paar Tracheenkiemen vorhanden waren, wovon bereits zwei Paar wieder verloren gingen.

Es ist also der ursprünglichere Zustand der Muskulatur bei *Centroptilum* (und *Baëtis*) zu suchen (zwei direkte Kiemenmuskeln, zwei segmentale Dorsoventralmuskeln); weiter differenziert sind schon *Ecdyurus* und *Habrophlebia* (zwei direkte Kiemenmuskeln, drei segmentale Dorsoventralmuskeln). Der für *Ephemerella* allein gefundene vordere direkte Kiemenmuskel (km_{e1}) ist also eine Neuerwerbung dieser

Gattung; nicht etwa ist der direkte Kiemenheber (km_{e_1}) bei den übrigen Gattungen durch Rückbildung verloren gegangen, da der Besitz von nur zwei direkten Kiemenmuskeln, und zwar zwei Senkern, dem Urtypus der Ephemeridenlarve aus den genannten Gründen näher steht als das Auftreten von drei direkten Kiemenmuskeln (ein Heber, zwei Senker). Auch die einfachere Ausbildung der Dorsoventralmuskeln bei einem Teile der mit zwei Kiemenmuskeln versehenen Formen spricht für den ursprünglicheren Zustand dieser Gattungen.

Wir kommen nun zu der Frage, welcher Kategorie von Muskeln wir die Kiemenmuskeln, welche offenbar keine eigene, grundlegende Kategorie bilden, sondern nur spezifische Differenzierungen einer der bei allen Insekten gemeinsamen Kategorien, zuzurechnen haben.

In Frage kommen dabei zwei Muskelkategorien: die pleurale und dorsoventrale. Wenn es gelingt, über die Zugehörigkeit der Kiemenmuskeln Klarheit zu erhalten, so würde damit auch der morphologische Wert der Tracheenkiemen festgestellt sein. Bevor ich in eine Erörterung dieses Themas eintrete, möchte ich das, was sich in der Literatur über die Morphologie der Tracheenkiemen findet, kurz zusammenstellen, und zwar interessiert uns dabei nur die Frage, ob wir es bei den Tracheenkiemen der Ephemeriden mit Ausstülpungen der pleuralen Region oder des Tergits zu tun haben. Darüber finden sich nur spärliche Angaben, die meistens nicht einmal näher begründet sind. Viele Autoren haben offenbar den Tracheenkiemen stillschweigend pleuralen Charakter zugeschrieben, vielleicht wohl deshalb, weil die Kiemen zu dem Tracheensystem in engen Beziehungen stehen (wenigstens in physiologischer Hinsicht) und alles, was mit dem Tracheensystem zusammenhängt, als pleurale Bildung betrachtet wird. PLATEAU (1871, S. 34) schließt sich der Ansicht von SCHIÖDTE (1866, S. 172) an; letzterer hält die Tracheenkiemen für pleurale Bildungen, weil nur von der pleuralen Region aus sich respiratorische Anhänge bilden, außen die Kiemen, innen die Tracheen. Nach BURMEISTER (1832, S. 791) und GERSTÄCKER (1873, S. 70; 1874, S. 234) sind die Tracheenkiemen pleuraler Natur, da sie, wie HUXLEY (1877, S. 252) ebenfalls annimmt, an der Stelle der Stigmen stehen. PALMÉN (1877, S. 11 f.) rechnet die Kiemen anscheinend auch zur pleuralen Region, wenn er auch nachweist, daß sie nicht die Stelle der Stigmen einnehmen. GEGENBAUR (1878, S. 261 f.; 1. Aufl. 1870) nennt die Tracheenkiemen Gliedmaßen, welche eine respiratorische Bedeutung gewannen und, weil sie den Körper nicht bloß dorsal, sondern auch ventral besetzen, einen indifferenten Zustand von Fortsatzbildungen darstellen. HOFMANN (1879, p. 66) leitet die Tracheenkiemen ab von Ausstülpungen der Tergite. Nach Brauer (1885, S. 297) sind die Kiemen von *Chloë* (= *Cloëon*) dorsale Ausstülpungen des Hautschlauches, die schließlich eine Muskulatur erhalten und beweglich werden. Cholodkowsky (1866, S. 84) sieht die Kiemen, welche er den Flügeln gleichsetzt, als dorsale Anhänge des Körpers an. Auch Simroth (1891, S. 395, 396) tritt der Anschauung bei, die Tracheenkiemen seien dorsale Ausstülpungen. In den genannten Arbeiten finden sich genaue Begründungen nicht. N. und E. Joly (1876, S. 13) erklärten die Kiemen aller Wasserinsekten für identisch. Nach Heymons (1899, S. 552; 1896 [1], S. 37; 1896 [1a], S. 82; 1896 [2], S. 862) entwickeln sich die Kiemen von *Ephemera vulgata* aus ventralen Hypodermisverdickungen, die aus Gliedmaßenanlagen hervorgehen. »In dieser Hinsicht würden die *Ephemera*-Kiemen sich also mit den Kiemenfäden von *Sialis* vergleichen lassen. Hiernach ist es wahrscheinlich, daß auch die Tracheenkiemen andrer *Ephemera-Larven* ventrale oder laterale Anhänge, nicht aber wie die Flügel Fortsätze der dorsalen Tergite sind«. Diese Auffassung, der sich Handlirsch (1906, S. 38) anschließt, wurde von Verhoeff (1897, S. 300) angegriffen, da die Kiemen, auch wenn sie aus Extremitätenhöckern hervorgehen, doch nicht den Extremitäten homolog zu sein brauchen; die Extremitäten können verloren gegangen sein, während die Kiemen, welche am Grunde derselben standen, erhalten blieben. Bei der Entwicklung der Tracheenkiemen hat Heymons (1896) das Verhalten der Muskulatur nicht berücksichtigt, und nur das kann zur sicheren Entscheidung der Streitfrage führen.

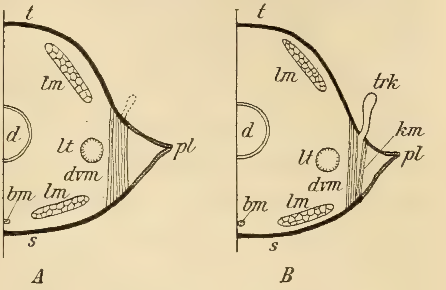
Die Tracheenkiemen stellen anscheinend eine ziemlich späte Erwerbung der Ephemeridenlarven dar, denn sie entwickeln sich erst postembryonal (Lubbock, 1866, Joly, 1872) als Ausstülpungen der Hypodermis. Es unterliegt nun wohl keinem Zweifel, daß die Muskeln der Tracheenkiemen eher vorhanden waren — in irgendeiner Weise, nicht in ihrer jetzigen Differenzierung — als die Kiemen, denn die Kiemenausstülpungen der Hypodermis erhielten ihre Beweglichkeit durch die Wirkung irgendwelcher bereits vorhandener Muskeln, nicht etwa umgekehrt; oder mit andern Worten, die Kiemenmuskeln stammen ab von bereits vorher vorhandenen Muskeln bzw. Muskelkategorien, und zwar entweder von dorsoventralen oder pleuralen, wie schon betont wurde. Im Laufe der individuellen Entwicklung wird jedenfalls dieser Vorgang wahrzunehmen sein. Eine große Wahrscheinlichkeit für die Herkunft der Kiemenmuskeln ergibt sich aber schon aus dem Vergleich der anatomischen Verhältnisse.

Für den äußeren Kiemenmuskel von *Ephemerella* (km_{e1}) sind zwei bzw. drei Möglichkeiten der Herkunft vorhanden. Er kann sich auf einem Entwicklungsstadium, wie es die Gattungen *Ecdyurus* und *Habrophlebia* jetzt zeigen, von der Dorsoventralmuskulatur abgespalten haben, oder er ist von den bereits vorhandenen zwei (ursprünglicheren) Kiemenmuskeln aus differenziert worden (vgl. oben), oder endlich er ist gleichzeitig mit den beiden andern Kiemenmuskeln zur Ausbildung gelangt. Im ersten Falle hätte der in Rede stehende Kiemenmuskel (km_{e_1}) dorsoventralen Charakter, und da der Muskel außen von den beiden andern Kiemenmuskeln (km_{e_2}, km_{e_3}) liegt, würde dieser Umstand sehr für den dorsoventralen Charakter auch dieser beiden letztgenannten Kiemenmuskeln sprechen. Ist das zweite eingetreten (Abspaltung von den beiden Senkern der Kieme), so geht die Frage dahin, ob die beiden bei allen Ephemeriden vorhandenen Kiemenmuskeln zur dorsoventralen oder pleuralen Muskulatur zu rechnen sind. Die Wahrscheinlichkeit ist vorhanden für das Erstere. Das Gleiche gilt für die dritte Möglichkeit der Entstehung.

Wie schon gesagt wurde, sind Tracheenkiemen jedenfalls erst sekundär von den Ephemeriden erworben worden (vgl. unten) in verhältnismäßig später Zeit; das leuchtet um so mehr ein, als ihre physiologische Bedeutung als Atmungsorgane nicht überschätzt werden darf (s. oben). Die pleurale Muskulatur des Abdomens dagegen muß in ziemlich früher Zeit zurückgebildet sein, da von ihr überhaupt keine Spur mehr nachzuweisen ist. Auch muß es befremden, daß im günstigsten Falle nur einige sternalpleurale Muskeln in einem Teil der Segmente erhalten blieben (als Kiemenmuskeln), während tergalpleurale Muskeln vollständig schwanden. Schon aus diesem Grunde haben die Kiemenmuskeln wahrscheinlich ihren Ursprung bei den Dorsoventralmuskeln. Aus der oberen Insertion der Kiemenmuskeln bei der Imago ist auf den Charakter dieser Muskeln kein sicherer Schluß zu ziehen, da die Ansatzstelle durch Abfallen der Kieme undeutlich geworden ist; doch spricht die Stelle der oberen Anheftung der Muskeln, wenn man von einer solchen reden darf (am Rande des Tergits?), mehr für dorsoventrale als sternalpleurale Natur der Muskeln. Jedenfalls sind die Kiemenmuskeln nicht anzusehen als eigentliche Atemmuskeln (pleuralen Charakters) der Imago, welche im nymphalen Leben, so lange die Abdominalstigmen geschlossen sind, die neue, aber vorübergehende Funktion übernommen hätten, die Tracheenkiemen zu bewegen. Denn einerseits sind die Stigmen der Segmente, welche Tracheenkiemen tragen, stark reduciert und in ihrer Wirkung zweifelhaft, so daß man mit Rückbildung der Stigmen eine solche der Muskeln hätte erwarten sollen; anderseits wäre in diesem Falle anzunehmen, daß auch in kiemenlosen Segmenten, welche sicherlich funktionierende Stigmen aufweisen (*VIIIa*), gleiche oder wenigstens ähnliche Muskeln ausgebildet würden. Das ist aber nicht der Fall. Gerade das achte Abdominalsegment, in welchem sich das am besten entwickelte Abdominalstigma befindet (*Ephemerella*), besitzt keine Spur der fraglichen Muskeln. Daß diese Muskeln ohne ein Zeichen von Degeneration noch in der Imago — eigentlich funktionslos — vorhanden sind, ist dadurch zu erklären, daß sie noch bis zum Ausschlüpfen der Subimago als Kiemenmuskeln in Tätigkeit bleiben, und daß wegen des sehr kurzen imaginalen Lebens in der Imago eine Degeneration, auch wenn die Muskeln — wie wahrscheinlich ist — gänzlich funktionslos sein sollten, nicht einzusetzen und erst recht nicht rückwirkend einzusetzen vermag, so daß etwa schon beim Übergange aus dem nymphalen in das imaginale Leben eine gewisse Rückbildung eintreten würde.

Wie klar ersichtlich ist, üben die Tracheenkiemen auf die Ausgestaltung der Dorsoventralmuskeln einen großen Einfluß aus oder besser gesagt, dadurch, daß die Dorsoventralmuskeln begannen, als indirekte Beweger der als Hypodermisausstülpungen vorhandenen Tracheenkiemen zu wirken, traten in der Dorsoventralmuskulatur besondere Differenzierungen auf, welche einerseits eine weitere Ausbildung der indirekten Kiemenmuskeln bedingten (dritter segmentaler Dorsoventralmuskel), anderseits zur Ausbildung der direkten Kiemenmuskeln führten. Für den dorsoventralen Charakter der Kiemenmuskeln spricht auch das Verhalten des ersten und zweiten Abdominalsegmentes von *Ephemerella*. Die Kiemen sind hier verloren gegangen; als Rest ihrer früheren Existenz ist die Differenzierung der Dorsoventralmuskeln noch erhalten; die Kiemenmuskeln aber sind nicht etwa vorhanden als Pleuralmuskeln, sondern sie fehlen vollständig, d. h. man muß sie wahrscheinlich suchen als Bestandteile der Dorsoventralmuskeln, von denen sie nicht mehr abgetrennt werden.

Aus dem dorsoventralen Charakter der Kiemenmuskeln folgt die tergale Natur der Tracheenkiemen. Welcher Segmentregion die Kiemen zuzurechnen sind, ist aus ihrem Ansatze nicht zu erkennen, zumal die Grenze der pleuralen Region am Skelet nicht wahrzunehmen ist; ihre Anheftungsart drängt jedoch in manchen Fällen unwillkürlich dazu, sie eher als dorsale Bildungen anzusehen (*Ephemerella, Oligoneuria*), denn als pleurale (Textfig. 16). Aber sie können, wenn man die Muskulatur nicht berücksichtigt, immerhin ebensogut aufgefaßt werden als Ausstülpungen der Pleura an ihrer dorsalen Grenze wie als Ausstülpungen des Tergits an seinem lateralen Rande. Dagegen zeigt die Anheftung der Kiemen oberhalb (dorsal) der Pleuren, wie Querschnitte durch das imaginale Abdomen deutlich dartun, zur Genüge, daß sie nicht ventrale Bildungen sind und als solche ventralen Extremitäten homolog gesetzt werden dürfen. Zieht man bei der morphologischen Beurteilung der Tracheenkiemen nun die Muskulatur heran, so ergibt sich folgendes. Die Kiemen sind angeheftet zwischen den dorsalen Ansätzen der Kiemenmuskeln einerseits und den tergalen Ansätzen der Dorsoventralmuskeln anderseits; sie sind also Gebilde, welche ihren Ursprung nehmen zwischen den dorsalen Insertionspunkten dorsoventraler Muskeln, mit andern Worten Ausstülpungen des Tergites im Bereiche der Dorsoventralmuskulatur, welche zu einer Spaltung dieser Muskulatur führten in eine laterale Gruppe, welche durch die Kiemenmuskeln dargestellt wird, und eine medianwärts gelegene Gruppe, die aus den eigentlichen Dorsoventralmuskeln besteht (Textfig. 30).



Textfig. 30.

A und *B*, schematische Darstellung zweier Querschnitte durch das Ephemeridenabdomen, um die Bildung der Tracheenkiemen und die theoretische Abspaltung der Kiemenmuskeln von der Dorsoventralmuskulatur zu zeigen. *d*, Darm; *bm*, Bauchmark; *lt*, Längstrachee; *t*, Tergit; *s*, Sternit; *pl*, pleurale Region (schraffiert); *trk*, Tracheenkieme; *lm*, Längsmuskeln; *dvm*, Dorsoventralmuskeln; *km*, Kiemenmuskeln.

Die Bestätigung für diese durchaus gerechtfertigte Anschauung ist allerdings durch die Entwicklungsgeschichte zu erbringen, wobei die Bildung und Ausgestaltung der Muskulatur die ausgedehnteste Berücksichtigung finden muß.

Wir haben jetzt zu prüfen, ob irgendwelche Beziehungen nachweisbar sind zwischen der Kiemenmuskulatur und den Muskeln der Flügel, um so der morphologischen Deutung des Flügels näher zu kommen.

Für den Vergleich mit den Kiemenmuskeln kommen an und für sich in Betracht die sternalpleuralen und dorsoventralen Muskeln des Thorax. Im Metathorax, der zunächst zum Vergleich herangezogen werden muß, gibt es keinen sternalpleuralen Muskel, der mit Wahrscheinlichkeit oder gar Sicherheit einem der direkten Kiemenmuskeln gleichgesetzt werden kann. Denn zunächst ist von vornherein anzunehmen, daß bei der ganz verschiedenen Aufgabe von Thorax und Abdomen in diesen beiden Körperabschnitten die Differenzierung der Muskulatur verschiedene Wege eingeschlagen hat und ursprüngliche Übereinstimmungen längst verwischt sind, zumal bei dem großen Gegensatze, den die sehr einfache Abdominalmuskulatur mit der reich entfalteten Thoracalmuskulatur bildet. Ferner ist es bei *Ephemerella* überhaupt unmöglich, einen Vergleich der Kiemenmuskeln mit irgendwelchen Thoraxmuskeln durchzuführen, da die Kiemenmuskulatur im zweiten und ersten Abdominalsegmente aussetzt; diese beiden Segmente zu überspringen und das dritte Abdominalsegment zum Vergleich heranzuziehen, erscheint etwas sehr gewagt. Bei *Centroptilum* wären es vielleicht die sternalpleuralen Beinmuskeln *C* 46 und *C* 47, welche auf den ersten Blick zur Homologisierung reizen könnten; aber eine Sicherheit oder gar Notwendigkeit liegt dafür nicht vor; eine Gleichsetzung dieser Muskeln mit Kiemenmuskeln wird immer etwas Willkürliches sein. Dabei wäre zu bedenken, daß für die Kiemenmuskeln dorsoventraler Charakter hergeleitet wurde; die in Rede stehenden Beinmuskeln (*C* 46, 47) gehören aber sicher zur pleuralen Kategorie, wie zum Überfluß ein Vergleich mit dem Mesothorax dartut. Auch spricht die Tatsache gegen die Gleichsetzung, daß nur einer der beiden Muskeln (*C* 47) bei *Ephemerella* mit einiger Sicherheit ein Homologon findet (*E* 35); eine solche Inconstanz der Muskeln bei der mechanisch oder physiologisch so gleichmäßigen und constanten Aufgabe der Bewegung von Tracheenkieme und Flügel ist jedenfalls abzulehnen. Vor allem aber ist, wie schon angedeutet, hier zu betonen, daß dem Abdomen der Ephemeriden pleurale Muskulatur vollständig fehlt, daß die Kiemenmuskeln spezifische Bildungen der kiementragenden Segmente sind, deren dorsoventraler Charakter, soweit es durch vergleichend anatomische Betrachtungen möglich ist, mehr als wahrscheinlich gemacht wurde, daß also die pleurale Muskulatur beim Vergleich von Thorax und Abdomen streng genommen aus dem Rahmen der Betrachtung herausfällt. Unzweifelhaft ist das letztere für *Ephemerella*; mit großer Wahrscheinlichkeit gilt es auch für die übrigen Ephemeriden. Jedenfalls wären den Kiemenmuskeln gleichzusetzende »sternalpleurale« Muskeln aus der pleuralen Kategorie dem Charakter der Kiemenmuskeln entsprechend herauszunehmen und in die dorsoventrale Kategorie einzufügen. Dadurch wäre aber noch keineswegs Homologie von Flügel und Tracheenkieme einwandsfrei erwiesen, wenn auch natürlich ebensowenig ausgeschlossen. Eine solche

Geichsetzung — wenn sie möglich wäre — spräche deutlich nur für die tergale Natur des Flügels, dessen Basis dann ganz und gar im Gebiete dorsoventraler Muskeln läge. Das vom Metathorax gesagte hat für den Mesothorax die gleiche Richtigkeit; denn hier ist die Differenzierung noch weiter vorgeschritten als im Mesothorax, so daß ein Vergleich noch unsicherer wird, zumal es unzulässig ist, den Metathorax dabei zu überspringen. Die Kiemenmuskeln mit irgendwelchen dorsoventralen Thoraxmuskeln homologisieren zu wollen, erscheint zwecklos und ist auch nicht durchzuführen. Denn es sind doch die thoracalen Dorsoventralmuskeln zunächst (in ihrer Gesamtheit) abzuleiten von den Dorsoventralmuskeln des Abdomens, mit denen sie eine gewisse Übereinstimmung der Anordnung zeigen. In den beiden Thoraxsegmenten, von denen die Rede ist, haben wir zwei Gruppen von Dorsoventralmuskeln wie im Abdomen, eine vordere und eine mittlere bzw. hintere. Zu jener ist nur je ein Muskel zu rechnen (dvm_1 *C* 39, 56; *E* 46, 65) zu dieser alle dorsoventralen Bein- und Flugmuskeln. Die stärkere Differenzierung in der mittleren Gruppe ist zu verstehen aus der weitgehenden Inanspruchnahme als Bein- und Flügelmuskeln. Eine Gleichsetzung von einzelnen Abdominalmuskeln erscheint bei der Verschiedenheit der Funktion, welche die Differenzierung veranlaßte und beeinflußte, nicht möglich. Der vorderste Dorsoventralmuskel (*C* 39, 56; *E* 46, 65) kann gleich geachtet werden dem vorderen Dorsoventralmuskel der Abdominalsegmente; die übrigen thoracalen Dorsoventralmuskeln in ihrer Gesamtheit dem mittleren Dorsoventralmuskel des Abdomens (wahrscheinlich zusammen mit den Kiemenmuskeln). Kurz gesagt, muß also eine Homologisierung der Kiemenmuskeln mit bestimmten Thoraxmuskeln abgewiesen werden. Ganz und gar ist aber unzutreffend, daß, wie Lubbock meint (1873, S. 422 f.), die Flügel eine ganz ähnliche Muskulatur erhalten wie die Tracheenkiemen. Aus der morphologischen Betrachtung der Muskulatur kann also der Flügel den Tracheenkiemen nicht homolog gesetzt werden. Die Anschauung von der tergalen Natur des Flügels wird durch die Verhältnisse der Tracheenkiemen-Muskulatur auf keinen Fall beeinträchtigt.

Wie namentlich das Verhalten des Tracheensystems zeigt — Vorhandensein offener Stigmen bei der Nymphe (vgl. dazu Dewitz [1890, S. 89], Hagen [1881]); Anlage der Stigmen bereits im Keimstreif (Jaworowski 1896, S. 64) — stammen die Ephemeriden von ursprünglich terrestrischen Formen ab, wie das schon von mehreren Autoren betont worden ist (Heymons 1896, Mayer 1876, Jaworowski 1896 u. a.)

Infolgedessen sind die Tracheenkiemen (wenigstens als solche) jünger als die Flügel; jene sind erworben in Anpassung an die Wasseratmung; dieselbe war ursprünglich wohl reine Hautatmung, wie die späte Entwicklung der Kiemen zeigt, und auch jetzt ist die Hautatmung noch vorhanden, da die Larven längere Zeit die Kiemen entbehren können (Dewitz 1890, S. 525). Das Bedürfnis nach Vergrößerung der Oberfläche führte zur Bildung von Hypodermisausstülpungen, welche beweglich wurden unter dem Einflusse der abdominalen Dorsoventralmuskeln, nachdem die Pleuralmuskeln schon verkümmert waren. Die Flügel dagegen entstanden als (tergale) Fallschirme (Literatur siehe in der Einleitung) bereits vor dem Übergange ins Wasserleben. Daher ist auch der große Unterschied der abdominalen und thoracalen Muskulatur zu verstehen, weil im Thorax schon eine durch die Flugfunktion bedingte Differenzierung einsetzte, als das Abdomen noch keine Tracheenkiemen besaß.

Sollte nun auch durch spätere Untersuchungen die Homologie von Tracheenkieme und Flügel nachgewiesen werden, so wird das eintreffen, was bereits Hofmann (1879, s. oben) ausgesprochen und Voss (1905, S. 485) wohlbegründet wiederholt hat, daß der tergale Flügel tergalen Tracheenkiemen gleich gesetzt werden muß, da man nach vorliegender Untersuchung vollauf berechtigt ist, die letzteren im Gegensatz zu der bis jetzt ziemlich allgemein verbreiteten Anschauung für tergale Bildungen anzusehen. Flügel und Tracheenkieme sind demnach Parallelbildungen, welche unabhängig voneinander, vielleicht allerdings aus derselben Quelle (nämlich indifferenten tergalen Fortsatzbildungen) zu ungleicher Zeit infolge verschiedener physiologischer Momente entstanden sind.

Daß solche tergale Fortsatzbildungen bei ältesten Insekten tatsächlich sowohl am Thorax als auch am Abdomen vorhanden waren und wie diese Fortsatzbildungen ausgesehen haben mögen, das zeigen sehr schön einige Insekten der carbonischen Formation (Handlirsch 1906, S. 81 ff.). Bei einer ganzen Anzahl solcher Formen (*Stenodyctia lobata* [l. c. Taf. VIII Fig. 20], *Lithomantis carbonaria* [l. c. Taf. X Fig. 12], *Lycocercus Goldenbergi* [l. c. Taf. X, Fig. 20] u. a.), besitzt der Prothorax jederseits einen großen, plattenartigen Anhang, der wie ein nicht recht zur Entwicklung gekommener Flügel aussieht und in einem Falle (Taf. X Fig. 20) sogar Spuren einer Aderung aufweist. Besonders aber möchte ich hinweisen auf die *Stenodyctia lobata* (Taf. VIII Fig. 20); dieselbe trägt an den Hinterecken sämtlicher Abdominalsegmente »deutlich abgesetzte, zugespitzte Anhänge« (l. c. S. 64). Diese Anhänge erinnern unwillkürlich an Tracheenkiemen, »ähnlich wie wir sie heute noch bei vielen Larvenformen finden« (l. c. S. 61). Die abdominalen Anhänge sind bedeutend schwächer entwickelt als die prothoracalen; beide kommen neben gut ausgebildeten Flügeln vor.

Die sternale Muskulatur fehlt im Abdomen vollständig; die Längsmuskulatur zeigt keine besondere Übereinstimmung mit der des Thorax. Die einfach intersegmentalen Muskeln haben im Thorax große Einheitlichkeit bewahrt; die mehrfach intersegmentalen fehlen (dorsal im Mesothorax) oder sind im einzelnen anders ausgestaltet als im Abdomen. Dorsal ist im Mesothorax eine Zerlegung der Längsmuskulatur erfolgt in den Längsmuskel (*C* 78, *E* 114) und den Dorsalmuskel (*C* 80, *E* 88); letzterem homolog ist vielleicht der äußere einfach intersegmentale dorsale Längsmuskel des Abdomens. Dorsale und ventrale Längsmuskulatur zeigt im ganzen Körper, insbesondere im Abdomen eine gewisse Übereinstimmung; in beiden Fällen sind die einfach intersegmentalen Muskeln gesondert in eine mediane und laterale Gruppe; innen von ihnen (näher dem Darm) verläuft die mehrfach intersegmentale Muskulatur; dorsal besteht diese aus einer größeren Anzahl, metamer aufeinander folgender Muskeln, ventral wird sie hauptsächlich gebildet von einem langen Muskelzuge.

Die Muskulatur der Ephemeriden zeigt bedeutende Unterschiede von den Verhältnissen solcher Formen, welche im System gewöhnlich in ihrer Nähe stehen, so von den Libellen und Orthopteren. Jene zeichnen sich aus vor allem durch die ganz vorzüglich entwickelte direkte Flügelmuskulatur (LENDENFELD 1881, S. 289). Es fehlt ihnen vollständig der bei Ephemeriden so stark ausgeprägte indirekte Senker der Flügel, der dorsale thoracale Längsmuskel. Ein weiterer Unterschied ist das Auftreten von Chitinsehnen bei Libellen in ganz hervorragender Ausbildung; im Gegensatz dazu inseriren die Muskeln der Ephemeriden direkt auf der Fläche des Chitinskeletes. An der Flügelbasis selbst setzen nur in sehr beschränktem Maße bei Ephemeriden Muskeln an, dagegen bei Libellen eine ganze Anzahl sehr kräftiger Muskeln.

Von den Orthopteren (VOSS 1905, S. 366 f.) unterscheiden sich die Ephemeriden schon durch die Einfachheit der Muskulatur der letzteren. Das zu ersehen genügt ein Vergleich des Abdomens. Namentlich ist in dieser Hinsicht das Fehlen der Pleuralmuskulatur für die Ephemeriden bezeichnend. In der Längsmuskulatur zeigen die Ephemeriden allerdings stärkere Differenzierung als *Gryllus dome-*

sticus, besonders ist die mehrfach intersegmentale Muskulatur bei *Gryllus* wenig ausgebildet, aber das ist zu verstehen aus der starken Benutzung des Abdomens der Ephemeridenlarven für die Locomotion. Im Thorax ist bei *Gryllus* die Längsmuskulatur gut entwickelt.

Das anatomische Verhalten der Muskulatur drängt die Ephemeriden also weiter ab von den ihnen in der Lebensweise nahestehenden Libellen und den zu den einfachsten Insekten zu zählenden Orthopteren (*Gryllus*).

Nach den Figuren in der Abhandlung von STREIFF (1906, Taf. X Fig. 6—7) fehlt auch bei Dipteren (*Sicus*) im Abdomen die Pleuralmuskulatur. Im Texte wird darauf nicht eingegangen; übrigens ist vom topographischen Standpunkte aus die Bezeichnungsweise STREIFFS für die Muskeln bzw. deren Einteilung nicht zu empfehlen.

VI. Zusammenstellung der Ergebnisse.

Zum Schlusse seien hier die Ergebnisse der Untersuchung zusammengestellt, soweit sie neu sind oder auch eine Bestätigung von Verhältnissen darstellen, welche bereits anderweitig gefunden worden sind.

1) Das Chitin der Larve unterscheidet sich vom Chitin der Imago, welch letzteres nicht mehr erneuert wird; es besteht somit eine Differenz zwischen jungem (werdendem) und altem (dauerndem) Chitin.

2) Die Tatsache, daß im Chitinskelete der Nymphe Verwischung der Grenzen der einzelnen Teile eintritt, ist ein Beleg für die kinematische Natur der Gliederung der Insekten.

3) Bereits die Nymphen der Ephemeriden besitzen offene Thoracalstigmen; die Ephemeriden stammen von landlebigen Formen ab.

4) Das Phragma zwischen Meso- und Metathorax wird zur Ausgestaltung des äußeren Hautskeletes herangezogen; zugleich bleibt es ein bedeutender Bestandteil des Endothorax.

5) Wie die Vergleich der Muskeln von Imago und Nymphe zeigt, verhalten sich untätige Muskeln atypisch; auf Schnitten sind die typischen und atypischen Muskeln leicht durch ihre ungleiche Färbbarkeit zu unterscheiden; jene bevorzugen Eosin, diese Hämatoxylin.

6) Die meisten Muskeln inserieren auf breiten Flächen; einige, wie Bein- und Kiemenmuskeln auch mit spitzem Ansatze; besondere Chitinbildungen sind an den Insertionsstellen im allgemeinen nicht vorhanden. Die Fasern verlaufen meist parallel.

7) Im Abdomen der Ephemeriden ist sehr frühzeitig eine Kümmerung der Pleuralmuskulatur eingetreten, welche deren vollständigen Schwund veranlaßt hat.

8) Für die Kiemenmuskeln ist vom vergleichend-anatomischen Standpunkte aus dorsoventraler Charakter anzunehmen.

9) Im Gegensatz zu der bislang fast allgemeinen Anschauung, die Tracheenkiemen seien pleurale oder gar ventrale Bildungen, ist aus der dorsoventralen Natur ihrer Muskeln und der Lage ihrer Anheftung zu entnehmen, daß sie Ausstülpungen der Tergite darstellen.

10) Homologien von Kiemen- und Thoraxmuskeln lassen sich nicht begründen.

11) Infolgedessen können auch Flügel und Tracheenkieme auf Grund der Muskulatur nicht miteinander homologisiert werden, obschon beide tergaler Natur sind. Flügel und Tracheenkieme sind unabhängig voneinander entstanden.

12) Das anatomische Verhalten der Muskulatur trennt die Ephemeriden von Libellen und Orthopteren.

Göttingen, im Februar 1907.

Literaturverzeichnis.

1675. J. SWAMMERDAM, Ephemeri vita, of afbeeldingh van's menschen leven. Amsterdam. 8 Tafeln.

1831. OKEN, Naturphilosophie. Jena. Frommann. 2. Aufl.

1832. H. BURMEISTER, Handbuch der Entomologie. Berlin. Band I.

1834. M. TH. LACORDAIRE, Introduction à l'entomologie. Bd. I. In: Nouvelles suites à Buffon, Histoire naturelle des insectes.

1843—45. F. J. PICTET, Histoire naturelle générale et particulière des insectes neuroptères. Famille des Éphémérines. Genève (1843); 47 planches 1845.

1848. R. LEUCKART, Über die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Tiere. Braunschweig.

1848. OWEN, Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals. London. Vol I.

1853. AUBERT, Über die eigentümliche Struktur der Thoraxmuskeln der Insekten. In: Diese Zeitschrift. Jahrg. IV.

1860. H. RATHKE, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Atmungsprozeß der Insekten. In: Schriften der kgl. physikal.-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg. Jahrg. I.

1863—66. J. LUBBOCK, On the development of *Chloëon dimidiatum.* II Teile. In: Transactions of the Linnean Society. London. Vol. 24 u. 25.

1863. Carus und Gerstäcker, Handbuch der Zoologie. Bd. II.

1865. H. Reinhard, Zur Entwicklungsgeschichte des Tracheensystems der Hymenopteren mit besonderer Beziehung auf dessen morphologische Bedeutung. In: Berliner Entomologische Zeitschr. Jahrg. IX.

1866. J. C. Schiödte, Krebsdyrenes Sugemund. In: Naturhistorisk Tidsskrift. Tredie Räkke. 4. Bind. Kjöbenhavn.

1866. A. Weismann, Metamorphose von *Corethra plumicornis.* In: Diese Zeitschr. Jahrg. XVI.

1869. Ganin, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte bei den Insekten. In: Diese Zeitschr. Jahrg. XVIIII und XXVIII.

1870. C. Gegenbaur, Grundriß der vergleichenden Anatomie. Leipzig, Engelmann. 1. Aufl. 1870. 2. Aufl. 1878.

1871. H. Landois, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsflügel in der Raupe und Puppe. In: Diese Zeitschr. Jahrgang XXI.

1871. F. Plateau, Qu'est-ce que l'aile d'un insecte? avec 1 planche. In: Stettiner Entomol. Zeitung. Jahrg. XXXII.

1872. Joly, Sur un cas nouveau d'hypermétamorphose constaté chez la *Palingenia* (Polymitarcys). In: Annales des sciences naturelles. 5. sér. Zool. Tom. XV.

1873. A. Gerstäcker, Zur Morphologie der *Orthoptera amphibiotica.* In: Festschrift zur Feier des hundertjährigen Bestehens der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. Mit einer Kupfertafel.

1873. J. Lubbock, Origin of Insects. In: Journal of Proceedings of the Linnean Society. London. Zool. vol. XI.

1873. F. Plateau, L'aile des insectes. In: Journal de Zoologie. Tom. 2.

1874. A. Gerstäcker, Über das Vorkommen von Tracheenkiemen bei ausgebildeten Insekten. In: Diese Zeitschr. Jahrg. XXIV. Mit Tafel XXIII.

1875. V. Graber, Über die Flügel und Flügelbewegungen der Insekten. In: Mitteil. d. naturw. Vereins für Steiermark.

1875. Fr. Müller, Beiträge zur Kenntnis der Termiten. In: Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Jahrg. IX. (Neue Folge 2). Mit Tafel 10—13.

1876. Ganin, Materialien zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Insekten. (Russisch.) Warschau. Referat von Hoyer in: Diese Zeitschr. Jahrg. XXVIII. (1878).

1876. N. et E. Joly, Contributions à l'histoire naturelle et à l'anatomie des Ephémérines. Revue des sciences naturelles. Montpellier. Tom. 5.

1876. P. Mayer, Über Ontogenie und Phylogenie der Insekten. In: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Jahrg. X. Tafel 6—6 *a, b, c.*

1877. Th. H. Huxley, A Manual of the Anatomy of invertebrated animals. London.

1877. J. A. Palmén, Zur Morphologie des Tracheensystems. Leipzig, Engelmann. Mit 2 Tafeln.

1878. A. Vayssière, Sur le *Prosopistoma variegatum.* Monographie zoologique et anatomique. Annales des sciences naturelles. 6. sér. Zool. Tom 9. Planches 2—5.

1879. G. E. Adolph, Über Insektenflügel. Dissertation. Halle.

1879. G. v. Hofmann, Über die morphologische Deutung des Insektenflügels. In: Jahresber. d. akad. naturwiss. Vereins. Graz. Jahrg. V.

1880. 1. A. Vayssière, Métamorphose du *Prosopistoma*. In: Annales d. sciences naturelles. 6. sér. Zool. Tom. 11.

1880. 2. — Étude sur l'état parfait du *Prosopistoma punctifrons*. In: Ann. d. sciences natur. 6. sér. Zool. Tom. 11. Mit 1 Tafel.

1880. O. Zimmermann, Über eine eigentümliche Bildung des Rückengefäßes bei einigen Ephemeridenlarven. In: Diese Zeitschr. Jahrgang XXXIV.

1881. G. E. Adolph, Über Insektenflügel. In: Nova Acta Leop. Carol. Deutsch. Acad. Naturf. Bd. XLI.

1881. A. Dohrn, Die Pantopoden des Golfs von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Leipzig.

1881. H. A. Hagen, Einwürfe gegen Dr. Palméns Ansicht von der Entstehung des geschlossenen Tracheensystems. In: Zool. Anzeiger Jahrg. III.

1881. R. von Lendenfeld, Der Flug der Libellen. Ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Flugorgane der Insekten. In: Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissenschaften. Wien. Jahrg. LXXXIII. Abteil. 1. Mit 7 Tafeln.

1882. Fr. Brauer, Über das Segment médiaire Latreilles. In: Sitzungsber. der k. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Klasse. Bd. 85. Mit 3 Tafeln.

1882. A. Vayssière, Recherches sur l'organisation des larves des Éphémériens. In: Annales des sciences natur. 6. sér. Zool. Tom. 13. 11 planches.

1883. W. Roux, Beiträge zur Morphologie der funktionellen Anpassung. In: Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. XVI.

1884. P. Pancritius, Beiträge zur Kenntnis der Flügelentwicklung bei den Insekten. Dissertation. Königsberg.

1885. Fr. Brauer, Systematisch-zoologische Studien. In: Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. XCI. Mit 1 Tafel.

1886. N. Cholodkowsky, Zur Morphologie des Insektenflügels. In: Zool. Anzeiger. Jahrg. IX.

1886. E. Haase, Die Vorfahren der Insekten. In: Abhandl. der Naturforsch. Gesellschaft Isis. Dresden. Bd. XI. Mit 3 Fig.

1886. J. Redtenbacher, Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insekten. 12 Tafeln. Wien (Hölder). Aus: Annalen d. k. k. Naturhist. Hofmuseum. Bd. I.

1887. N. Cholodkowsky, Die Prothoracalanhänge bei den Lepidopteren. In: Zool. Anzeiger. Jahrg. X.

1888. A. Fritze, Über den Darmkanal der Ephemeriden. In: Berichte d. Naturf. Gesellschaft Freiburg in Br. Bd. IV. Mit 2 Tafeln.

1888. A. E. Eaton, A revisional monograph of recent Ephemeridae or Mayflies. 65 plates. In: Transactions of the Linnean Society. London. 2. ser. Zool. vol. 3.

1888. Grassi, I Progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. In: Atti Accad. Lincei Mem. (4). Vol. 4. Mit 5 Tafeln.

1890. H. Dewitz, Einige Betrachtungen betreffend das geschlossene Tracheensystem der Insektenlarven. In: Zool. Anz. Jahrg. XIII.

1890. C. Schiller, Die Ephemeridenlarven Sachsens. 2 Tafeln. In: Abhandl. d. Naturf. Gesellschaft Isis. Dresden. Bd. XVI.

1890. E. Verson, Schmetterlingsflügel. In: Zool. Anz. Jahrg. XIII.

1891. H. Dewitz, Haben die Jugendstadien der Libellen und Ephemeriden ein geschlossenes Tracheensystem oder nicht? Leopoldina. 26. Heft. Nr. 23/24.

1891. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil. Jena.

1891. Simroth, Die Entstehung der Landtiere. Engelmann, Leipzig.

1892. O. Zacharias, ... In: Sitzungsber. der Naturw. Gesellschaft. Leipzig. Jahrg. IXX/XXI.

1896. 1. R. Heymons, Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. 2 Tafeln. Berlin (Reimer in Comm.) Aus: Abhandl. d. k. preuß. Akademie d. Wissensch. Berlin. Anhang.

1896. 1a. — Über die Lebensweise und Entwicklung von *Ephemera vulgata*. In: Sitzungsberichte der Gesellsch. Naturf. Freunde. Berlin. Vorl. Mitt.

1896. 2. — Über die abdominalen Körperanhänge der Insekten. In: Biolog. Centralblatt. Bd. XVI.

1896. 3. — Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei Insekten. 1 Taf. In: Morphol. Jahrbuch. Bd. XXIV.

1896. A. Jaworowski, Die Entwicklung des Spinnapparates bei *Trochosa singoriensis* Laxm. mit Berücksichtigung der Abdominalanhänge und der Flügel bei den Insekten. 2 Tafeln. In: Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XXX. (Neue Folge Bd. XXIII).

1897. — Zu meiner Extremitäten- und Kiementheorie bei den Arthropoden. In: Zool. Anzeiger. Jahrg. XX.

1897. C. Verhoeff, Bemerkungen über abdominale Körperanhänge bei Insekten und Myriapoden. In: Zool. Anzeiger. Jahrg. XX.

1898—99. J. H. Comstock und J. G. Needham, The wings of insects. In: American Naturalist. Vol. XXXII—XXXIII.

1899. R. Heymons, Der morphologische Bau des Insektenabdomens. In: Zool. Centralblatt. Jahrg. VI.

1900. A. Lammeere, La raison d'être des métamorphoses chez les insectes. Annales d. Societ. Entomol. Belg. Tom. XLIII

1901. R. Tümpel, Die Geradflügler Mitteleuropas. Wilckens, Eisenach.

1902. G. Enderlein, Eine einseitige Hemmungsbildung bei *Telea polyphemus* vom ontogenetischen Standpunkte. In: Zool. Jahrb. Abteil. f. Morphologie. Bd. XVI.

1903. W. L. Tower, The origin and development of the wings of Coleoptera. In: Zool. Jahrb. Abteil. für Morphol. Bd. XVII. Tafel XIV—XX.

1905. Fr. Voss, Über den Thorax von *Gryllus domesticus* mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenkes und dessen Bewegung. In: Diese Zeitschr. Bd. LXXVIII. Mit 3 Tafeln.

1906. A. Handlirsch, Die fossilen Insekten und die Phylogenie der recenten Formen. Engelmann, Leipzig 1906. Lieferung I—III. Mit 27 Tafeln.

1906. R. N. Streiff, Über das »unpaare Organ« der Dipterenfamilie der Canopidae. In: Diese Zeitschr. Bd. LXXXIV. Heft 1. Mit 2 Taf.

Tabelle I. Vergleichende Übersicht über die abdominalen Dorsoventral- und Kiemenmuskeln von *Centroptilum*, *Ephemerella* und *Ecdyurus*.

Bezeichnung des Muskels	*Centroptilum*								*Ephemerella*								*Ecdyurus*	
	VIIIa	*VIIa*	*VIa*	*Va*	*IVa*	*IIIa*	*IIa*	*Ia*	*VIIIa*	*VIIa*	*VIa*	*Va*	*IVa*	*IIIa*	*IIa*	*Ia*	*VIIIa*	*VIIa*
Vorderer Dorsoventralmuskel	dvm_1 *C* 1	dvm_1 *C* 6	dvm_1 *C* 11	dvm_1 *C* 16	dvm_1 *C* 21	dvm_1 *C* 26	dvm_1 *C* 31	dvm_1 *C* 36	dvm_1 *E* 1	dvm_1 *E* 7	dvm_1 *E* 14	dvm_1 *E* 21	dvm_1 *E* 28	dvm_1 *E* 35	dvm_1 *E* 39	dvm_1 *E* 43	dvm_1	dvm_1
Mittlerer Dorsoventralmuskel	dvm_2 *C* 2	dvm_2 *C* 7	dvm_2 *C* 12	dvm_2 *C* 17	dvm_2 *C* 22	dvm_2 *C* 27	dvm_2 *C* 32	dvm_2 *C* 37	dvm_2 *E* 2	dvm_2 *E* 8	dvm_2 *E* 15	dvm_2 *E* 22	dvm_2 *E* 29	dvm_2 *E* 36	dvm_2 *E* 40	dvm_2 *E* 44a	dvm_2	dvm_2
Hinterer Dorsovenmuskel	—	—	—	—	—	—	—	—	—	dvm_3 *E* 9	dvm_3 *E* 16	dvm_3 *E* 23	dvm_3 *E* 30	dvm_3 *E* 37	dvm_3 *E* 41	dvm_2 *E* 44b	—	dvm_3
Intersegment. Dorsoventralmuskel	*idvm* *C* 3	*idvm* *C* 8	*idvm* *C* 13	*idvm* *C* 18	*idvm* *C* 23	*idvm* *C* 28	*idvm* *C* 33	*idvm* *C* 38	*idvm* *E* 3	*idvm* *E* 10	*idvm* *E* 17	*idvm* *E* 24	*idvm* *E* 31	*idvm* *E* 38	*idvm* *E* 42	*idvm* *E* 45	*idvm*	*idvm*
Vorderer Kiemenmuskel	—	—	—	—	—	—	—	—	—	km_{e1} *E* 4	km_{e1} *E* 11	km_{e1} *E* 18	km_{e1} *E* 25	km_{e1} *E* 32	—	—	—	—
Mittlerer Kiemenmuskel	—	km_{c1} *C* 4	km_{c1} *C* 9	km_{c1} *C* 14	km_{c1} *C* 19	km_{c1} *C* 24	km_{c1} *C* 29	km_{c1} *C* 34	—	km_{e2} *E* 5	km_{e2} *E* 12	km_{e2} *E* 19	km_{e2} *E* 26	km_{e2} *E* 33	—	—	—	km_1
Hinterer Kiemenmuskel	—	km_{c2} *C* 5	km_{c2} *C* 10	km_{c2} *C* 15	km_{c2} *C* 20	km_{c2} *C* 25	km_{c2} *C* 30	km_{c2} *C* 35	—	km_{e3} *E* 6	km_{e3} *E* 13	km_{e3} *E* 20	km_{e3} *E* 27	km_{e3} *E* 34	—	—	—	km_2

Die einander homolog zu setzenden Muskeln stehen in wagerechten Reihen nebeneinander. Unter den abgekürzten Bezeichnungen der Muskeln stehen die laufenden Nummern des Textes; zur Unterscheidung ist der Anfangsbuchstabe des betreffenden Gattungsnamens hinzugefügt.

Tabelle II. Vergleichende Zusammenstellung der Längsmuskeln von *Ephemerella ignita*.

1. Dorsale Längsmuskeln.

	II	*III*	*Ia*	*IIa*	*IIIa*	*IVa*	*Va*	*VIa*	*VIIa*	*VIIIa*
Einf. intersegment. Längsmuskel	*dlm* 114	*dlm* 113								
Innerer Längsmuskel			dlm_1 110	dlm_1 107	dlm_1 104	dlm_1 101	dlm_1 98	dlm_1 95	dlm_1 92	dlm_1 89
Mittlerer Längsmuskel			dlm_2 111	dlm_2 108	dlm_2 105	dlm_2 102	dlm_2 99	dlm_2 96	dlm_2 93	dlm_2 90
Äußerer Längsmuskel			dlm_3 112	dlm_3 109	dlm_3 106	dlm_3 103	dlm_3 100	dlm_3 97	dlm_3 94	dlm_3 91
Mehrf. intersegment. Längsmuskel		*idlm* 115	(115)	(115)						
Mehrf. intersegmentaler metamerer Längsmuskel			$idlm_1$ 116	$idlm_2$ (116) 117	$idlm_3$ (117) 118	$idlm_4$ (118) 119	$idlm_5$ (119) 120	$idlm_6$ (120) 121	$idlm_7$ (121) 122	(122)

2. Ventrale Längsmuskeln.

	II	*III*	*Ia*	*IIa*	*IIIa*	*IVa*	*Va*	*VIa*	*VIIa*	*VIIIa*
Einf. intersegment. Längsmuskel		vlm_1 143								
Einf. intersegment. Längsmuskel		vlm_2 144								
Innerer Längsmuskel					vlm_1 137	vlm_1 134	vlm_1 131	vlm_1 128	vlm_1 125	
Mittlerer Längsmuskel				vlm_2 141	vlm_2 138	vlm_2 135	vlm_2 132	vlm_2 129	vlm_2 126	vlm_2 123
Äußerer Längsmuskel				vlm_3 142	vlm_3 139	vlm_3 136	vlm_3 133	vlm_3 130	vlm_3 127	vlm_3 124
Äußerer Längsmuskel 2					vlm_4 140					
Vielf. intersegmentaler Längsmuskel	*ivlm* 145	(145)	(145)	(145)	(145)	(145)	(145)	(145)	(145)	(145)
Mehrf. intersegmentaler Längsmuskel		*ivlm* 146	(146)	(146)						
Mehrf. intersegmentaler Längsmuskel			$ivlm_1$ 147	(147)						
Mehrf. intersegmentaler Längsmuskel			$ivlm_2$ 148	(148)						

Homologe Muskeln in Reihen nebeneinander, ebenso wie in den folgenden Tabellen. Bei den mehrfach intersegmentalen Muskeln geben die eingeklammerten Nummern an, durch welche Segmente der betreffende Muskel hindurchzieht.

Tabelle III. Dorsoventrale und pleurale Muskeln des Meso- und Metathorax von *Centroptilum luteolum.*

	Metathorax			Mesothorax
	Ansatz des Muskels oben/unten	III	II	Ansatz des Muskels oben/unten
Dorsoventralmuskel	Metanotum Metasternum	dvm_1 39	dvm_1 56	Mesonotum Mesosternum
Dorsoventraler Beinmuskel	Metanotum Coxa	dvm_2 40	dvm_2 57	Mesonotum Coxa
Dorsoventraler Beinmuskel	Metanotum Coxa	dvm_3 41	dvm_3 58	Mesonotum Coxa
Dorsoventraler Beinmuskel			dvm_4 59	Mesonotum Coxa
Dorsoventraler Beinmuskel	Metanotum Trochanter	dvm_4 42	dvm_5 60	Mesonotum Trochanter
Dorsoventralmuskel	Metanotum Metapophyse	dvm_5 43	dvm_6 61	Mesonotum Mesapophyse
Intersegmentaler Dorsoventralmuskel	Notum Ia Metapophyse	$idvm$ 44		
Sternalpleuraler Beinmuskel	Episternum Coxa	pm_1 45	pm_1 62	Episternum Coxa
Sternalpleuraler Beinmuskel	Epimer. Region Coxa	pm_2 46	pm_2 63	Epimerum Coxa
Sternalpleuraler Beinmuskel	Epimerum Coxa	pm_3 47		
Sternalpleuraler Beinmuskel	Episternum Trochanter	pm_4 48	pm_3 64	Episternum Trochanter
Sternalpleuraler Beinmuskel			pm_4 65	Episternum Trochanter
Sternalpleuraler Flugmuskel			pm_5 66	Epimerum Mesapophyse
Sternalpleuraler Flugmuskel			pm_6 67	Epimerum Mesosternum
Tergalpleuraler Flankenmuskel			pm_7 68	Mesonotum Episternum
Tergalpleuraler Flugmuskel			pm_8 69	Mesonotum Epist. Flügelbasis
Tergalpleuraler Flugmuskel	Metanotum Episternum	pm_5 49	pm_9 70	Mesonotum Episternum
Episternaler Flugmuskel			pm_{10} 71	Epist. Flügelbasis Episternum
Sternalpleuraler Stigmenmuskel			pm_{11} 72	Stigma II Mesosternum

Tabelle IV. Dorsoventrale und pleurale Muskeln des Meso- und Metathorax von *Ephemerella ignita.*

	Metathorax		Mesothorax	
	Ansatz des Muskels oben / unten	*III*	*II*	Ansatz des Muskels oben / unten
Dorsoventralmuskel	Metanotum Metasternum	dvm_1 46	dvm_1 65	Mesonotum Mesosternum
Dorsoventraler Beinmuskel	Metanotum Coxa	dvm_2 47	dvm_2 66	Mesonotum Coxa
Dorsoventraler Beinmuskel	Metanotum Coxa	dvm_3 48		
Dorsoventraler Beinmuskel	Metanotum Coxa	dvm_4 49	dvm_3 67	Mesonotum Coxa
Dorsoventraler Beinmuskel	Metanotum Coxa	dvm_5 50		
Dorsoventraler Beinmuskel	Metanotum Trochanter	dvm_6 51	dvm_4 68	Mesonotum Trochanter
Dorsoventralmuskel	Metanotum Metapophyse	dvm_7 52	dvm_5 69	Mesonotum Mesapophyse
Intersegmentaler Dorsoventralmuskel	Notum Ia Metapophyse	*idvm* 53		
Sternalpleuraler Beinmuskel	Episternum Coxa	pm_1 54	pm_1 70	Episternum Coxa
Sternalpleuraler Beinmuskel			pm_2 71	Epimerum Coxa
Sternalpleuraler Beinmuskel	Epimerum Coxa	pm_2 55		
Sternalpleuraler Beinmuskel	Episternum Trochanter	pm_3 56	pm_3 72	Episternum Trochanter
Sternalpleuraler Beinmuskel			pm_4 73	Episternum Trochanter
Sternalpleuraler Flugmuskel	Epimerum Metapophyse	pm_4 57	pm_5 74	Epimerum Mesapophyse
Sternalpleuraler Flugmuskel			pm_6 75	Epimerum Mesosternum
Tergalpleuraler Flankenmuskel			pm_7 76	Mesonotum Episternum
Tergalpleuraler Flugmuskel			pm_8 77	Mesonotum Epist. Flügelbasis
Tergalpleuraler Flugmuskel	Flügelbasis Episternum	pm_5 58	pm_9 78	Mesonotum Episternum
Episternaler Flugmuskel	Flügelbasis Episternum	pm_6 59	pm_{10} 79	Flügelbasis Episternum
Tergalpleuraler Flugmuskel	Ansätze nicht sicher zu bestimmen	pm_7 60		
Tergalpleuraler Flankenmuskel			pm_{11} 80	Mesonotum Epimerum
Sternalpleuraler Stigmenmuskal			pm_{12} 81	Stigma II Mesosternum
Sternalpleuraler Stigmenmuskel			pm_{13} 82	Stigma II Mesosternum

Tabelle V. Dorsoventral- und Pleuralmuskeln des Meso- und Metathorax von *Centroptilum luteolum* und *Ephemerella ignita*.

	Centroptilum		*Ephemerella*		
	III	*II*	*III*	*II*	
Dorsoventralmuskel	dvm_1 *C* 39	dvm_1 *C* 56	dvm_1 *E* 46	dvm_1 *E* 65	
Dorsoventr. Beinmuskel	dvm_2 *C* 40	dvm_2 *C* 57	dvm_2 *E* 47	dvm_2 *E* 66	
			dvm_3 *E* 48		Dorsoventraler Beinmuskel
Dorsoventr. Beinmuskel	dvm_3 *C* 41	dvm_3 *C* 58	dvm_4 *E* 49	dvm_3 *E* 67	
Dorsoventr. Beinmuskel		dvm_4 *C* 59	dvm_5 *E* 50		
Dorsoventr. Beinmuskel	dvm_4 *C* 42	dvm_5 *C* 60	dvm_6 *E* 51	dvm_4 *E* 68	
Dorsoventralmuskel	dvm_5 *C* 43	dvm_6 *C* 61	dvm_7 *E* 52	dvm_5 *E* 69	
Intersegmentaler Dorsoventralmuskel	$idvm$ *C* 44		$idvm$ *E* 53		
Sternalpleuraler Beinmuskel	pm_1 *C* 45	pm_1 *C* 62	pm_1 *E* 54	pm_1 *E* 70	
Sternalpleuraler Beinmuskel	pm_2 *C* 46	pm_2 *C* 63		pm_2 *E* 71	
Sternalpleuraler Beinmuskel	pm_3 *C* 47		pm_2 *E* 55		
Sternalpleuraler Beinmuskel	pm_4 *C* 48	pm_3 *C* 64	pm_3 *E* 56	pm_3 *E* 72	
Sternalpleuraler Beinmuskel		pm_4 *C* 65		pm_4 *E* 73	
Sternalpleuraler Flugmuskel		pm_5 *C* 66	pm_4 *E* 57	pm_5 *E* 74	
Sternalpleuraler Flugmuskel		pm_6 *C* 67		pm_6 *E* 75	
Tergalpleuraler Flankenmuskel		pm_7 *C* 68		pm_7 *E* 76	
Tergalpleuraler Flugmuskel		pm_8 *C* 69		pm_8 *E* 77	
Tergalpleuraler Flugmuskel	pm_5 *C* 49	pm_9 *C* 70	pm_5 *E* 58	pm_9 *E* 78	
Episternaler Flugmuskel		pm_{10} *C* 71			
			pm_6 *E* 59	pm_{10} *E* 79	Episternaler Flugmuskel
			pm_7 *E* 60		Tergalpleuraler (?) Flugmuskel
				pm_{11} *E* 80	Tergalpleuraler Flankenmuskel
				pm_{12} *E* 81	Sternalpleuraler Stigmenmuskel
Sternalpleuraler Stigmenmuskel		pm_{11} *C* 72		pm_{13} *E* 82	

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Schematische Darstellung der Abdominalmuskeln von *Ephemerella ignita.*

Fig. 2. Dorsoventral- und Kiemenmuskeln des siebenten und achten Abdominalsegmentes von *Centroptilum luteolum.*

Fig. 3. Dorsoventral- und Kiemenmuskeln des siebenten Abdominalsegmentes von *Habrophlebia fusca.*

Die bei der Nymphe atypischen Muskeln sind mit blauer, die typischen mit roter Farbe angegeben. Die punktierten Ansatzflächen geben die ungefähre Dicke der Muskeln im gegenseitigen Verhältnis an. Für die Bezeichnung der Muskeln vergleiche man die Tabellen I und II sowie den Text.

Tafel XXV.

Schematische Darstellung der Muskulatur des Meso- und Metathorax.

Fig. 1. *Centroptilum luteolum.*

Fig. 2. *Ephemerella ignita.*

Bei der Nymphe atypische Muskeln blau, typische rot. Für die Bezeichnung siehe Tabellen III, IV und V sowie den Text.

Tafel XXVI.

Fig. 1. Dorsoventral- und Kiemenmuskeln von *Centroptilum luteolum,* siebentes und achtes Abdominalsegment. Vergr. 40.

Fig. 2. Kiemen- und Dorsoventralmuskeln eines Abdominalsegmentes von *Ecdyurus* sp. Vergr. etwa 30.

Fig. 3. Kiemenmuskeln und abdominale Dorsoventralmuskeln von *Habrophlebia fusca.* Vergr. 40.

Fig. 4. Muskulatur des siebenten und achten Abdominalsegmentes von *Ephemerella ignita.* Vergr. 50.

Fig. 5. Dorsoventralmuskulatur des zweiten Abdominalsegmentes von *Ephemerella ignita.* Vergr. 60.

Die Dorsoventral- und Kiemenmuskeln sind in allen Figuren durch einen Sagittalschnitt freigelegt. Zugleich ist das Integument durchsichtig gedacht. In Fig. 2 und 4 sind die Tracheenkiemen abgeschnitten. Die Bezeichnung der Muskeln ergiebt sich aus dem Text und den Tabellen I und II.

Für alle Figuren geltende Bezeichnungen:

bk, Basis der Tracheenkieme; *c, c′,* Coxa des Meso- bzw. Metathorax; *ep,* Epimerum des Mesothorax; *flb; flb′,* Flügelbasis im Meso- bzw. Metathorax; *k,* Tracheenkieme; *kt,* Kiementrachee; *lt,* laterale Längstrachee; *map,* Mesapophyse; *map′,* Metapophyse; *mn,* Mesonotum; *mn′,* Metanotum; *ms,* Mesosternum; *ms′,* Metasternum; *ph,* Phragma zwischen Meso- und Metathorax; *prap,* Proapophyse; *s,* Sternit; *t,* Tergit; *tro, tro′,* Trochanter des Meso- bzw. Metathorax.

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Siebenundachtzigster Band

Viertes Heft

Mit 9 Tafeln und 22 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1907

Ausgegeben den 17. September 1907

Smithsonian Institution
OCT 1907

Inhalt

Seite

August Schuberg, Untersuchungen über Zellverbindungen. II. Teil. (Mit Taf. XXVII—XXX u. einer Fig. im Text.) 551

Ernst Elsler, Deckel und Brutpflege bei Spirorbis. (Mit Taf. XXXI u. 13 Fig. im Text.) 603

William Dawson Henderson, Zur Kenntnis der Spermatogenese von Dytiscus marginalis L., nebst einigen Bemerkungen über den Nucleolus. (Mit Taf. XXXII, XXXIII u. 5 Fig. im Text.) 644

C. v. Janicki, Über die Embryonalentwicklung von Taenia serrata Goeze. (Mit Taf. XXXIV, XXXV u. 3 Fig. im Text.) 683

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung	Der Herausgeber
Wilhelm Engelmann.	**Ernst Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

:: VERLAG VON **WILHELM ENGELMANN** IN **LEIPZIG** ::

Das Kausalitätsprinzip der Biologie

von

Dr. med. **Friedr. Strecker**

Privatdozent in der Anatomie und Biologie und I. Assistent
am Kgl. anatomischen Institut der Universität Breslau

VIII u. 153 S. gr. 8. Geheftet ℳ 3.—

Untersuchungen über Zellverbindungen.

Von

Dr. August Schuberg,

a. o. Professor in Heidelberg.

II. Teil.

Mit Tafel XXVII—XXX und einer Figur im Text.

Der vorliegende II. Teil der Untersuchungen über Zellverbindungen schließt sich eng an den früher (03) erschienenen I. Teil an. Im Anschluß an die dort veröffentlichten Beobachtungen über Verbindungen zwischen den Epithel- und Bindegewebszellen in der Haut des erwachsenen Axolotls hielt ich es für wünschenswert, zunächst weitere Untersuchungen an der Haut jüngerer Entwicklungsstadien des gleichen Tieres anzustellen. Es schien mir schon ganz allgemein von Interesse, zu ermitteln, ob und inwieweit sich hier ähnliche Verhältnisse finden, wie sie dort festgestellt werden konnten. Außerdem aber verknüpfte sich mit dieser Feststellung die Beantwortung der Frage, ob die Verbindung zwischen Epithel- und Bindegewebszellen stets eine primäre ist oder ob im Laufe der Entwicklung solche Verbindungen neu entstehen können. Ich hatte schon früher gefunden, daß in der Haut des Rumpfes beim erwachsenen Axolotl Verbindungen zwischen den basalen Epidermiszellen und den unmittelbar unter der Außenlage des Coriums liegenden Zellen fehlten, sobald die Lage eine bestimmte Dicke noch nicht erreicht hatte. Es war daher naheliegend, zu vermuten und mußte untersucht werden, ob die Verbindungen auch dann vermißt werden, wenn das gesamte Corium, bei seiner ersten Entwicklung, nur eine ganz feine und einheitliche Membran darstellt. Diesem Punkte habe ich denn auch meine Aufmerksamkeit zugewendet.

Schließlich aber war die Untersuchung jüngerer Stadien auch geboten mit Rücksicht auf die Frage, ob das Bestehen von Verbindungen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen für etwaige genetische

Beziehungen zwischen diesen beiden Geweben und damit auch zwischen dem äußeren und mittleren Keimblatt von Bedeutung seien. Wiederholt ist die Auffassung vertreten worden, daß aus den bereits zur Epidermis differenzierten Teilen des Ectoderms Zellen ausgeschieden würden, welche an der Bildung des Coriums, das ja im übrigen dem Mesoderm entstammt, teilnähmen.

So hat Klaatsch (94) die allerdings vielfach zurückgewiesene Anschauung zu begründen versucht, daß die Hartsubstanzen in der Haut der Wirbeltiere allgemein aus Elementen entstünden, welche aus der Epidermis in das Corium einwanderten, aus den sog. Scleroblasten; und Maurer glaubte aus dem Bestehen von Verbindungen zwischen Epidermis- und Bindegewebszellen in der Haut von Anurenlarven den Schluß ziehen zu müssen, daß die Epidermis »einzelne Zellen aus ihrem Verbande austreten und in die Tiefe wandern lasse«, und sich so an der Bildung des Coriums beteilige (95, S. 137 und 192). Diese Ansichten, von denen uns die von Maurer vertretene noch eingehender beschäftigen wird (vgl. S. 572 ff. und 582 ff.), hat auch Gegenbaur in seiner »Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere« verteidigt, indem er sich im wesentlichen auf die Angaben seiner beiden Schüler stützte (98, S. 85, 152, 155). Schließlich ist noch auf die Meinung einiger Pathologen hinzuweisen, daß Zellen des Bindegewebes aus dem Epithel der Haut stammen könnten. Besonders Krompecher ist hierfür entschieden eingetreten und erblickt u. a. auch gerade in der Verbindung von Epithel- und Bindegewebszellen einen Beweis für die Metaplasie basaler Epithelzellen zu Bindegewebszellen (04, S. 95). Da er sich hierbei auch auf die im I. Teil meiner Untersuchungen niedergelegten Beobachtungen beruft, wird es notwendig sein, zu seinen Ausführungen ebenfalls Stellung zu nehmen.

Diese Verwertung des Vorkommens von Verbindungen zwischen Zellen der Epidermis und des Coriums im Sinne einer genetischen Herleitung der Bindegewebszellen aus dem Epithel machte die Untersuchung verschiedener früherer Entwicklungsstadien, wie gesagt, besonders wünschenswert. Nur schwer ist eine solche Untersuchung allerdings von einer Bearbeitung der Entwicklung des Coriums überhaupt zu trennen, die deshalb, was die wesentlichen Tatsachen betrifft, hier nicht ganz unberücksichtigt bleiben kann. Dagegen sehe ich von einer vollständigeren Darstellung dieses Gegenstandes und einer Besprechung der einschlägigen Literatur ab, um mich nicht zu weit von meinem eigentlichen Thema zu entfernen, behalte mir jedoch vor, beides in einer besonderen Abhandlung nachzuholen.

Außer dem Axolotl habe ich von Larvenstadien noch solche von *Salamandra maculosa* Laur., *Bombinator pachypus* Bonap. und *Ichthyophis glutinosus* untersucht; weniger, um die durch die Unvollständigkeit meines Axolotl-Materials gegebene Lücke auszufüllen, als vielmehr mit Rücksicht auf frühere Angaben andrer Autoren über das Vorkommen von Verbindungen zwischen Zellen der Epidermis und des Coriums.

Für die Larven von *Salamandra maculosa* hatte schon vor längerer Zeit Leydig solche Verbindungen beschrieben (85, S. 120); da jedoch seine Angaben nur ziemlich kurz sind, schien mir wünschenswert, sie nachzuprüfen, um so mehr, als sie bisher nur wenig Beachtung fanden, und es sich anderseits um ein Objekt handelt, welches leichter erhältlich, eben deshalb aber zu einer allgemeineren Nachuntersuchung in mancher Hinsicht besser geeignet ist, als der von mir zuerst untersuchte Axolotl.

Aus der Haut von Anurenlarven hatte dagegen, wie schon oben erwähnt, Maurer (95, S. 137) Verbindungen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen geschildert. Seine Angaben nachzuprüfen war nicht nur aus dem bereits angeführten Grunde notwendig, daß Maurer seine Beobachtungen als Beweis für eine Einwanderung von Zellen der Epidermis in das Corium ansah, sondern auch deshalb, weil ich schon immer der Meinung war, daß es sich bei ihnen gar nicht um wirkliche Zellverbindungen handelt. Wie aus meinen späteren Ausführungen hervorgehen wird, hat Maurer tatsächlich Bindegewebsbündel vor sich gehabt.

Eine ähnliche Verwechslung wie Maurer haben F. und G. Sarasin (87, S. 44) bei der Untersuchung der Haut von *Ichthyophis glutinosus* begangen. Auch sie haben Verbindungen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen zu finden geglaubt, jedoch, wie meine Nachprüfung ergab, Bindegewebsbündel des Coriums für solche gehalten.

Eine Frage, welche sich bei der Untersuchung der Amphibienlarven von selbst erhebt, habe ich hier noch unberücksichtigt gelassen. Es ist die Frage nach dem Verhalten der zwischen Epithel und Bindegewebe bestehenden Zellverbindungen während der Teilung der verbundenen Zellen. Obwohl mir hierüber schon mancherlei Beobachtungen vorliegen, erschien es mir zweckmäßiger, an dieser Stelle hierauf noch nicht einzugehen. Ich beabsichtige vielmehr, hierauf in einer besonderen Studie zurückzukommen.

Dagegen dürften sich den Untersuchungen an der Haut verschiedener Amphibienlarven — *Siredon*, *Salamandra*, *Bombinator*, *Ichthyophis* — Beobachtungen an der Haut von *Proteus anguinus* am besten angliedern, da diese Form auch im Bau der Haut fast durchaus den larvalen Charakter bewahrt hat. Da *Proteus* bekanntlich außerordentlich große Zellen besitzt, hielt ich es für wünschenswert, gerade auch ihn für die Untersuchung der so schwierigen Verhältnisse mit heranzuziehen.

Im I. Teil meiner Untersuchungen habe ich außer den Verbindungen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen auch die Verbindungen der Bindegewebszellen untereinander, sowie die Bindegewebsbündel, die elastischen Fasern, die Pigmentzellen, Mastzellen, Leucocyten, Blutgefäße und Nerven größtenteils sehr eingehend mit berücksichtigt; die Bindegewebszellen, um die alte, mehr zum Axiom gewordene Lehre von ihrer Verbindung aufs neue zu untersuchen, wodurch sich gleichzeitig eine Prüfung meiner technischen Methoden ergab, die andern Elemente, um alle Verwechslungen der Zellverbindungen mit andern Dingen ausschließen zu können. Da durch die eingehende Prüfung eines Objektes eine genügende Grundlage gewonnen sein dürfte, habe ich in dem Texte des vorliegenden Teiles außer dem eigentlichen Gegenstande der Untersuchungen, den Verbindungen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen, andre Elemente nur noch insoweit herangezogen, als es unbedingt notwendig erschien, in der Regel also nur die Bindegewebsbündel und elastischen Fasern.

I. Untersuchungsmaterial und Technik.

Außer dem Materiale, das ich früher schon zur Verfügung hatte (03, S. 184), konnte ich vom Axolotl nun noch einige weitere Exemplare benutzen, die, zum Zwecke der vorliegenden Untersuchungen, größtenteils wieder in konzentrierter wässeriger Sublimatlösung konserviert wurden. Bei einem Teile dieses neuen Materiales, welches andrer Herkunft war, als die meisten früher untersuchten Tiere, zeigte sich die auffallende Erscheinung, daß die Zellen bedeutend kleiner waren als bei jenen. Es ist mir völlig unklar, worauf dies beruht.

Die Larven von *Salamandra maculosa* und *Bombinator pachypus* wurden mit Rücksicht auf die Dahliafärbung ebenfalls mit konzentrierter Sublimatlösung oder mit Sublimatessigsäure fixiert. Ich habe zwar außerdem auch noch mit andern Reagenzien konserviertes Material untersucht, doch kommt es für die hier zu schildernden Verhältnisse nicht in Betracht. Von Anuren habe ich die Unke aus dem Grunde gewählt, weil sie größere Zellen besitzt als die meisten andern Anuren (vgl. SCHUBERG, 93, S. 488).

Zur Nachprüfung der SARASINschen Angaben über *Ichthyophis* konnte ich eine 120 mm lange Larve benutzen, welche mir schon vor längerer Zeit von den Herren F. und P. SARASIN freundlichst überlassen worden war, wofür ich auch hier nochmals bestens danken möchte. Die Konservierung war nicht angegeben; doch glaube ich vermuten zu dürfen, daß es sich um Chromsäure oder um eine Chromsäure-haltige Mischung handelt. Leider gelang es nicht, eine für meine Zwecke brauchbare Dahliafärbung damit zu erzielen, was, wie ich früher schon erwähnte (03, S. 195), bei Chromsäurekonservierung stets der Fall ist.

Die Färbemethoden, welche ich verwandte, waren im wesentlichen die gleichen wie früher; doch habe ich seitdem einiges Weitere versucht.

Zur Färbung der collagenen Fibrillen habe ich vor allem vielfach die schöne MALLORYsche Färbung benützt (Saffranin, Phosphormolybdänsäure, Anilinblau-Orange-Oxalsäure; vgl. EHRLICH 03, S. 43); ferner die sehr empfehlenswerte, von WEIGERT angegebene Modifikation der VAN GIESONschen Färbung (Eisenhämatoxylin nach WEIGERT, Säurefuchsin-Pikrinsäure; vgl. WEIGERT, 04, S. 1); sehr gute Dienste leistete schließlich die von BLOCHMANN modifizierte VAN GIESONsche Färbung, die ich selbst wieder veränderte. BLOCHMANN bezeichnete als »modifizierte VAN GIESONsche Methode« die folgende Färbung: Vorfärben mit Tetrabromfluorescin, Abspülen mit Wasser und Nachfärben mit triphenylrosanilintrisulfosaurem Kalk in konzentrierter wässeriger Pikrinsäure (vgl. BETTENDORF, 97, S. 310). Seit einer Reihe von Jahren schon verwende ich folgende Modifikation dieser Färbung, welche auch bei verschiedenen, aus dem Heidelberger Zoologischen Institut hervorgegangenen Arbeiten benutzt und in diesen schon erwähnt wurde. Die Stücke werden vor der Einbettung in der üblichen Weise mit Boraxkarmin durchgefärbt, um eine möglichst scharfe und glänzende Kernfärbung zu erzielen. Auf dem Objektträger werden dann die Schnitte nachgefärbt mit einer 0,05%igen Lösung von triphenylrosanilintrisulfosaurem Natron in gesättigter wässeriger Pikrinsäurelösung. Das triphenylrosanilintrisulfosaure Natron bildet, wie auch das von BLOCHMANN verwandte Kalksalz, einen der Bestandteile des sog. Anilinblau, oder steht jedenfalls den unter diesem Namen in den Handel kommenden Farbstoffen sehr nahe (vgl. EHRLICH, 03, S. 41). Man kann daher auch ziemlich ähnliche, wenn auch nicht ganz genau die gleichen Färbungseffekte erzielen, wenn man in der obenerwähnten Vorschrift das triphenylrosanilintrisulfosaure Natron durch das gewöhnliche Anilinblau ersetzt. Je nach dem zu untersuchenden Objekt ist übrigens die Färbungsdauer wie der Prozentsatz des blauen Farbstoffes, der aber immer in konzentrierter wässeriger Lösung von Pikrinsäure gelöst sein muß, zu modifizieren.

Zur Färbung der elastischen Fasern, welche speziell bei *Proteus* eine sehr eingehende Beachtung finden mußten, habe ich außer der schon früher verwandten sauren Orceinlösung nach UNNA inzwischen noch andre Methoden benutzt. So die WEIGERTsche Fuchsin-Resorcin-Färbung (vgl. EHRLICH, 03, S. 193) und die ältere UNNAsche Dahliamethode (EHRLICH, 03, S. 189). Diese letztere Methode, welche ich früher übersehen hatte, war für mich deshalb von besonderem Interesse, weil sie den gleichen Farbstoff zur Darstellung der elastischen Fasern benutzt, mit dem ich selbst eine Färbung der protoplasmatischen Zellenausläufer erzielte. Eine Färbung der elastischen Fasern tritt bei ihr indessen nur dann ein, wenn zur Konservierung eine Osmiumsäuremischung verwandt wurde. Da ich selbst nun zur Färbung mit meiner Dahliamethode fast ausschließlich Sublimatmaterial gebrauche, so ist ja an sich schon wenig wahrscheinlich, daß die färberischen Eigenschaften meiner Methode die gleichen seien, wie die der UNNAschen Lösung, welche überdies ganz anders zusammengesetzt ist. Um aber jeden Verdacht auszuschließen, daß es sich bei den durch meine Methode gefärbten Bestandteilen um elastische Elemente handelt, welche ja nach der UNNAschen Methode gefärbt werden sollen, habe ich diese auch an meinen, mit Sublimat konservierten Objekten versucht, wobei sich leicht und sicher feststellen ließ, daß, wie vermutet, beide Lösungen tatsächlich ganz verschiedene Färbungen geben. Allerdings konnte ich bei der an elastischen Fasern reicheren *Proteus*-Haut noch deutlicher beobachten — was mir früher beim Axolotl nicht entgangen war —, daß sich die elastischen Fasern öfter auch mit meiner Dahliamethode färben. Die Färbung ist dann allerdings keine sehr intensive und jedenfalls viel schwächer als jene des Zellprotoplasmas, besonders der Epithel- und Bindegewebszellen. Da mir nun bei *Proteus* sehr daran gelegen war, elastische Fasern und Zellausläufer gleichzeitig darzustellen, färbte ich die Schnitte erst mit Orcein und dann mit meiner Dahliamethode. Da zeigte sich denn, daß durch letztere nicht nur die Zellausläufer gefärbt wurden, sondern auch die Orceinfärbung der elastischen Fasern eine recht bedeutende Verstärkung erfuhr, so daß die Unterscheidung von beiderlei Elementen, soweit sie wenigstens auf rein färberischen Differenzen beruht, nur schwer ist. Eine ähnliche, ebenfalls sehr intensive und klare Verstärkung der Orceinfärbung an den elastischen Fasern konnte ich nun aber auch dadurch erreichen, daß ich die Schnitte mit Toluidinblau (0,5% in Wasser) nachbehandelte. In solchen Präparaten erscheinen die elastischen Fasern tief dunkelblau, mit einem braunroten Stich, während dagegen die Zellausläufer ungefärbt bleiben. Anderseits färben sich diese nur allein, oder wenigstens allein dunkel, wenn man nur mit Dahlia, ohne Orcein, färbt. Wenn also auch die Kombination von Orcein und Dahlia, im gleichen Schnitte, die Unterscheidung von elastischen Fasern und Zellausläufern erschwert, so ist dies doch leicht und sicher möglich, wenn man die Befunde an verschiedenen, einerseits mit Dahlia, anderseits mit Orcein-Toluidinblau behandelten Schnitten miteinander vergleicht.

Zur Färbung der Zellen, insbesondere der feinen Ausläufer der Bindegewebszellen und ihrer Verbindungen mit den Epithelzellen der Epidermis, bediente ich mich wieder in erster Linie der von mir früher beschriebenen Dahlia-Methode, mit nachfolgender Tannin-Brechweinsteinbehandlung. Modifikationen nahm ich hierbei nur insoweit vor, als ich nicht selten eine schwächere Dahlia-Lösung anwandte, indem ich die früher angegebene Lösung mit dem neunfachen Volumen Wasser verdünnte und statt einer 1%igen in der Regel eine 2—3%ige Lösung von Brechweinstein benutzte. Hervorheben möchte ich, daß nach der Färbung und vor der Nachbehandlung mit Tannin sehr sorgfältig ausgewaschen werden muß, worauf ich schon früher hinwies; ich wasche daher jetzt meistens etwa eine halbe Stunde in fließendem Wasser aus. Ferner dürfte es nicht überflüssig sein, zu betonen, daß die Brechweinsteinlösung ziemlich bald verdirbt und daher öfter erneuert werden muß. Schon im I. Teil habe ich erwähnt, daß man bei Eosinbehandlung vor der Dahliafärbung eine Beizwirkung erhält (03, S. 199); diese Erscheinung habe ich nun neuerdings zur Erzielung etwas stärkerer Färbung insofern benutzt, als ich mitunter die Schnitte vor der Dahlia-Lösung für kurze Zeit in eine 0,02%ige wässerige Eosinlösung brachte. Schließlich habe ich zur Gegenfärbung der elastischen Fasern des Bindegewebes nach Dahliafärbung jetzt vielfach Saffranin verwandt. Da nach der Fixierung mit Tannin und Brechweinstein eine Färbung mit Eosin nicht mehr eintritt, schien es mir zweckmäßiger, einen basischen Farbstoff zu versuchen, für welchen die Fixationsmethode des Dahlia als Vorbeize wirkt. Hierzu erwies sich Saffranin als sehr geeignet (2 g in 150 ccm absol. Alkohol). Die collagenen Elemente des Bindegewebes sind leuchtendrot gefärbt, so daß die dunkelviolett gefärbten Zellen und Zellenausläufer sehr scharf hervortreten.

Wie ich schon früher erwähnte, werden auch andre basische Farben mit Tannin-Brechweinstein fixiert. Von solchen habe ich noch besonders Methylgrün (0,5% in Wasser) und Methylviolett 6 B (0,02% in Wasser) benutzt, da beide die Zellen und Zellenverbindungen in ziemlich ähnlicher Weise färben wie die Dahlialösung.

Da im I. Teil meiner Untersuchungen einige Tafeln leider in einem viel zu hellen Tone gedruckt wurden, so daß die Figuren gerade von der Wirkung der für den Nachweis der Zellverbindungen wichtigsten Methode, der Dahliafärbung, eine ganz unvollkommene Vorstellung geben, habe ich diesmal einige Figuren in der Originalfarbe der Präparate dargestellt. Um meine, von der MAURERS, sowie F. und P. SARASINS abweichende Auffassung der von diesen Autoren beschriebenen »Zellverbindungen« besser zu erläutern und zu beweisen, habe ich ferner auch einige nach MALLORY gefärbte Schnitte in den Farben der Präparate wiedergegeben.

Die bedeutende Größe der Zellen, namentlich von *Proteus*, bedingte, daß in manchen Abbildungen die einzelnen Zellen etwas umfangreich erscheinen. Es war jedoch nicht zu umgehen, sie in dieser Größe zu zeichnen, wenn anders die relative Dicke der Zellenausläufer und Verbindungen nicht unrichtig werden sollte. Denn es zeigte sich, daß auch bei den großen Zellen die Dicke der feinsten Zweige nicht erheblicher ist als bei kleineren Zellen.

II. Die Verbindungen von Epithel- und Bindegewebszellen in der Haut von Amphibienlarven.

A. Jüngere Stadien des Axolotls.

Über die Haut jüngerer Entwicklungsstadien des Axolotls liegen bis jetzt nicht viele Angaben vor. Die ältesten, von v. TÖRÖK (77), welche wohl auch schon bei ihrem Erscheinen kein sehr großes Interesse beansprucht haben dürften, können hier völlig übergangen werden. CARRIÈRE (85) dagegen untersuchte nur die Epidermis, deren feinerer Bau uns hier nicht interessiert, so daß auch seine Arbeit unberücksichtigt bleiben muß. PROWAZEK (01), welcher die Regeneration des Schwanzes von »Axolotl-Larven« untersuchte, schildert zwar die normale Epidermis und gibt auch einige Notizen über die »Cutis«; da aber die Epidermis als solche, wie schon erwähnt, hier nicht in Betracht kommt und da die sehr kurzen Bemerkungen über die Cutis mir nicht ganz klar sind, so kann auch seine Arbeit außer acht gelassen werden, um so mehr, als er gar keine Angaben über das Alter oder die Größe der von ihm untersuchten Larven macht. Die einzige Arbeit, in welcher sich positive, für uns brauchbare Angaben finden, ist die von MAURER über die Entwicklung des Bindegewebes bei *Siredon pisciformis* usw. (92)[1].

Für Embryonen von 6,5 mm Länge berichtet MAURER (S. 342): »Die Anlage einer Cutis besteht noch nicht. Das ectodermale Epithel ist zweischichtig, beide Zelllagen sind platt und durch eine als scharfe Linie erkennbare Basalmembran vom unterliegenden Gewebe abgegrenzt. Letzteres ist durch die wenigen pigmentreichen Bindegewebszellen dargestellt, an welche das Cutisblatt sich unmittelbar anschließt.« Bei einem Embryo von 7 mm Länge ist »der Befund noch der gleiche wie im vorigen Stadium. Die zweischichtige Epidermis ist durch eine feine Basalmembran von dem unterliegenden Gewebe scharf getrennt« (S. 344). Erst bei einem Embryo von 9 mm »sehen wir endlich zum erstenmal die Anlage einer Cutis, indem einige platte Zellen der Basalmembran der Epidermis fest anlagern (Fig. 6 bei x). Es besteht aber noch keine fibrilläre Cutis. Von diesen der Epidermis dicht angeschlossenen Zellen kann man zwei Arten unterscheiden. Die einen sind stark pigmentkörnchenhaltig, die andern sind ganz hell. Erstere sind, wie sich aus Vergleichung mit späteren Stadien ergibt, die ersten Chromatophoren. Die hellen Zellen allein führen zur Bildung der Cutis« (S. 345).

Die jüngsten Stadien, welche ich selbst zur Verfügung hatte, waren einige Embryonen von 7,5 mm, 10,5 mm und 11 mm Länge, die ich teils auf Quer-, teils auf Horizontalschnitten untersuchte. Am Kopfe und Rumpfe ist bei ihnen die Epidermis (*ep*) im allgemeinen zweischichtig; eine dritte Schicht von Zellen ist nur erst stellenweise zu erkennen (Fig. 1 u. 16). Caudalwärts nehmen die einzelnen Zellen wie die gesamte Epidermis an Höhe ab, so daß am Schwanze die Zellen der basalen Lage die Oberfläche und die der Oberfläche die innere Grenze der Epidermis nahezu erreichen; sie schieben sich also unter sehr starker Abflachung ineinander vor. Besonders die äußere Schicht der Epidermiszellen enthält zahlreiche bräunliche Pigmentkörnchen, welche wohl sicher aus dem Eipigment herstammen (Fig. 16 *pe*). Auch Dotterkörner sind, meistens vereinzelt, stellenweise jedoch auch in etwas größerer Anzahl vorhanden; bei MALLORY-Färbung treten sie durch ihre leuchtend gelbrote Färbung sehr klar hervor. Intercellularbrücken und Lücken sind schon an den meisten Stellen deutlich wahrzunehmen, was wohl nicht gerade zugunsten der von Reinke (06, S. 369) geäußerten Ansicht sprechen dürfte, daß die Intercellularräume der Epithelien erst durch die in sie eindringenden Wanderzellen gebildet werden sollen. Nach innen von der basalen Epidermiszellenlage liegt eine schmale, aber überall, selbst bis zur äußersten Schwanzspitze deutlich verfolgbare zellenlose Schicht, welche die erste Anlage des Coriums (*c*) darstellt. Am Kopfe und Rumpfe ist sie etwas dicker als am Schwanze, wo sie ganz hinten nur noch als eine scharfe, die Epidermis basalwärts begrenzende Linie erkennbar ist. Bei Dahliafärbung bleibt sie ganz ungefärbt oder nimmt nur einen blaßvioletten Farbenton an (Fig. 1 *c*); mit der Malloryschen Methode dagegen färbt sie sich intensiv blau (Fig. 16 *c*). Zwischen der jüngsten untersuchten Larve von 7,5 mm und den älteren bis zu 11 mm Länge bestanden keine Unterschiede.

---

[1] Ich möchte nochmals ausdrücklich betonen, daß ich hier nur die vom Axolotl handelnde Literatur erwähne und die für andre Amphibienlarven vorliegenden Angaben beiseite lasse.

Von Maurer ist diese Schicht als »Basalmembran« bezeichnet worden, entsprechend der Auffassung, welche für die gleiche Lage andrer Amphibienlarven vielfach vertreten wurde. Diese Auffassung ist indessen nicht richtig. Denn genau an der gleichen Stelle wie die sog. »Basalmembran«, unmittelbar unter der Epidermis, findet sich bei größeren Larven bis zu 50 mm Länge eine Schicht, welche sich ganz ebenso mit Mallory blau färbt, wie alles fibrilläre Bindegewebe der gleichen Präparate, und über deren Identität mit dem Corium kein Zweifel bestehen kann, obgleich auch sie auf den entsprechenden späteren Stadien andrer Amphibien oftmals als Basalmembran bezeichnet wurde. Von der »Basalmembran« der ganz jungen Stadien unterscheidet sich dieses Corium der späteren Stadien, abgesehen von dem Gehalt an Zellenausläufern, im wesentlichen durch die bedeutendere Dicke und die Schichtung, welche mit dem fibrillären Bau Hand in Hand geht; aber sonst, in der Lage und Ausdehnung, wie in der Färbbarkeit stimmt sie mit ihr durchaus überein, so daß kein Grund besteht, sie als Basalmembran, und nicht ebenfalls als Corium aufzufassen, das eben hier nur in seiner allerersten zarten Anlage vorliegt.

Hierfür spricht weiterhin das Verhalten zu den darunterliegenden Zellen. Nach Maurer ist das darunterliegende Gewebe bei einem Embryo von 6,5 mm Länge durch »wenige pigmentreiche Bindegewebszellen dargestellt«; erst bei einem Embryo von 9 mm seien einige platte Zellen der Basalmembran der Epidermis fest angelagert, und zwar pigmentierte, »die ersten Chromatophoren«, wie »ganz helle«, welche »zur Bildung der Cutis führen«.

Ich selbst finde nun, daß bei den von mir untersuchten Stadien stets schon eine ganze Anzahl von sehr flachen Zellen der von mir als Corium aufgefaßten Schicht nach innen zu anliegen (Fig. 1 und 16 *ce*), wie es MAURER für das Stadium von 9 mm beschreibt. Die Zellen sind sehr stark abgeplattet und besitzen einen ebenfalls ziemlich stark abgeflachten Kern. Sie enthalten nicht selten Dotterkörnchen (*dk*), aber auch noch vereinzelte Pigmentkörnchen (*pe*), welche, nach ihrer Färbung zu schließen, wie jene der Epidermiszellen vom Eipigment herrühren dürften. Die Ausläufer des Zellkörpers sind oft sehr weit zu verfolgen, als dünne, dem Corium dicht anliegende Lamellen. Nach innen zu sind sie öfter zackig begrenzt, was daher rührt, daß die an diesen Stellen nach innen abtretenden Ausläufer abgeschnitten sind (Fig. 1, in der Figur links). In andern Fällen sind solche Ausläufer, welche mit den weiter innen liegenden Bindegewebszellen sich verbinden, deutlich zu erkennen (Fig. 16). Daß die dem Corium anliegenden Ausläufer ziemlich weit zu verfolgen sind, und daß man auch die Verbindung mit den innen liegenden Zellen feststellen kann, ist nicht unwichtig. Wenn man nämlich nur die Kerne beachtet, wie es bei älteren Untersuchungen fast ausschließlich geschah, so hat man den Eindruck, als ob nur wenige Zellen für kurze Strecken dem Corium innen angelagert seien. Studiert man aber die Schnitte mit Hilfe von Methoden, welche auch die feinsten Protoplasmaausläufer der Zellen noch zu erkennen gestatten, wie es bei meiner Dahliamethode der Fall ist, so sieht man, daß die Ausdehnung der einzelnen Zellen unter dem Corium eine ganz beträchtlich weitere ist, als es bei Präparaten, bei welchen im wesentlichen nur die Kerne gefärbt sind, den Anschein hat. Man kann aber außerdem feststellen, daß das Corium innen fast in seiner ganzen Ausdehnung von Protoplasmaausläufern bedeckt ist, deren Schicht man nur durch ganz schmale Zwischenräume unterbrochen findet. Darauf sei schon jetzt hingewiesen (ich werde an andrer Stelle darauf zurückzukommen haben), weil daraus folgt, daß die erste Anlage des Coriums (die »Basalmembran« andrer Autoren) durchaus kein Produkt der Epidermis zu sein braucht. Da auf diesen jungen Stadien die Bindegewebszellen und ihre zarten Ausläufer bisher fast ganz übersehen wurden, glaubte man vielfach, annehmen zu müssen, daß die »Basalmembran« vom Epithel abgeschieden werde. Für die Auffassung dieser Schicht als »Corium« ist es aber wohl von Wichtigkeit, daß eine derartige Annahme nicht notwendig ist, wenn sie nach innen zu von Bindegewebszellen und deren Ausläufern bedeckt ist. Denn hierdurch ist es mindestens möglich, sie ebenso als Produkt dieser Schicht aufzufassen, wie die Bildung des späteren, dickeren Coriums auf die Bindegewebszellen zurückgeführt werden muß.

Es kommt also die Annahme eines zweifachen Ursprunges der Basalmembran, bzw. des Coriums — aus dem Epithel und aus dem Bindegewebe —, wie sie namentlich von Maurer (95, S. 132 ff.) vertreten wurde, in Wegfall.

Außer den bisher geschilderten, echten Bindegewebszellen, welche mit den »hellen« Zellen Maurers identisch sind und welche man, entsprechend der Bezeichnung der gleichen Zellenlage auf späteren Stadien, als »Coriumepithel« (»Cutisepithel«) bezeichnen kann, finden sich an vielen Stellen noch deutliche Chromatophoren. Sie liegen anscheinend stets nach innen von den Bindegewebszellen und nehmen, soviel ich sehe, an der Begrenzung des Coriums nach innen nicht direkt Anteil (Fig. 1 *p*).

Auf allen von mir bis jetzt untersuchten jüngeren Stadien des Axolotls, welche die vorstehend beschriebene einfache Gestaltung des Coriums aufweisen, habe ich nun niemals Verbindungen zwischen den Epithelzellen der Epidermis und irgendwelchen, dem dünnen Corium innen anliegenden Zellen wahrgenommen (Fig. 1). Da die Färbung aller Zellen eine sehr intensive war, so glaube ich nicht, daß die Verbindungen wegen unzureichender Färbung unsichtbar geblieben sind. Daß sie tatsächlich fehlen, wird aber außerdem durch die Form der basalen Grenzfläche, mit welcher die Epithelzellen an das Corium anstoßen, wahrscheinlich gemacht. Denn stets ist diese ziemlich glatt; wenn sie auch in der Regel wellig gekrümmt ist, so zeigen sich doch nirgends jene spitz vorspringenden Fortsätze, wie sie z. B. in der Schwanzflosse des erwachsenen Axolotls sich fanden und wie ich sie weiter unten von älteren, nicht ausgewachsenen Stadien (50 mm Länge usw.) zu schildern haben werde, und welche eigentlich stets vorhanden sind, wenn eine Verbindung der Epithel- und Bindegewebszellen in der Axolotl-Haut nachgewiesen werden kann. Die Verhältnisse sind ganz ähnlich wie bei der »äußeren Coriumlage« größerer Axolotl. Wie ich früher beschrieben habe (03, S. 246), fehlen auch bei ihnen Verbindungen der unter der äußeren Coriumlage sich ausdehnenden Bindegewebszellen mit den Epidermiszellen, sobald die Dicke der äußeren Coriumlage unter 4 μ zurückbleibt; erst an dickeren Stellen konnten solche Verbindungen wahrgenommen werden. Und auch dort fehlen an den verbindungslosen Stellen die spitzen Fortsätze der basalen Epidermiszellen, geradeso wie es hier der Fall ist.

Diese Bestätigung des Fehlens der Verbindungen auch an dem ganz jungen, noch sehr dünnen Corium ist in doppelter Hinsicht von

Interesse. Zunächst läßt sich vermuten, daß das Fehlen in beiden Fällen irgendwie in Zusammenhang stehen möchte mit der Inanspruchnahme des »Coriumepithels« für die Bildung des jugendlichen Coriums, bzw. für das Dickenwachstum der noch zarten äußeren Coriumlage. Es ist dies eine Frage, welche sehr eng mit dem allgemeinen Problem der Entstehung der collagenen Bindegewebsbündel verknüpft ist und welche daher hier nur flüchtig berührt werden kann. Wie ich schon oben bemerkt habe, glaube ich nicht, daß bei der Bildung des Coriums die Epidermis in irgendwelcher Weise mitwirkt, sondern daß das Corium auf die Bindegewebszellen allein zurückzuführen ist; außerdem aber bin ich der Meinung, daß hier, wie in andern Fällen, die collagenen Fibrillen durch Umbildung des Protoplasmas der Bindegewebszellen gebildet werden, nicht durch Differenzierung der Grundsubstanz des Bindegewebes, und daß sie ferner nicht als intracelluläre Fibrillen entstehen, wie z. B. Flemming nachgewiesen zu haben glaubte, sondern, je nach dem Orte der Entstehung, aus größeren membranartigen oder zweigartigen Zellenteilen, deren fibrillärer Zerfall, schon während der Entstehung selbst, durch bestimmte, im wachsenden Organismus vorhandene Zug- und Druckwirkungen mechanisch bedingt wird. Die genauere Begründung dieser Ansicht, die hier zu weit führen würde, werde ich an andrer Stelle erbringen.

Anderseits aber ist das Fehlen der Verbindungen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen bei den ganz frühen Entwicklungsstadien mit noch sehr dünnem Corium und in der noch dünnen äußeren Coriumlage größerer Tiere von Wichtigkeit für die Frage nach der Entstehung solcher Verbindungen. Bevor jedoch hierauf näher eingegangen werden kann, ist es notwendig, zuvor noch die Verhältnisse bei etwas älteren Larven kennen zu lernen.

Leider besteht in meinem Untersuchungsmaterial eine recht große Lücke. Denn die nächsten Stadien, die ich — nach den ganz jungen 11 mm-Larven — untersuchen konnte, sind schon erheblich größer, nämlich 50 mm. Indessen glaube ich nicht, daß dieser Mangel für die hier zu behandelnden Fragen von wesentlichem Nachteil ist.

Ein Querschnitt durch die Mitte des Rumpfes wie durch den Schwanz einer 50 mm langen Larve des Axolotls zeigt insofern prinzipiell die gleichen Verhältnisse, wie die jungen Larven, als auch hier das Corium noch eine einheitliche und gleichartige Schicht darstellt, welche der Epidermis nach innen zu aufliegt; ich habe einen derartigen Querschnitt durch den Rumpf schon früher abgebildet (03, Taf. IX Fig. 2) und kurz geschildert. Das Corium ist natürlich erheblich dicker als bei den jungen Larven und läßt schon eine deutliche Schichtung erkennen, welche im Flächenpräparat als gekreuzte Streifung erscheint. Der Bau und die Anordnung der Bindegewebsbündel, auf welche ich hier nicht genauer einzugehen brauche, stimmt im wesentlichen mit den Verhältnissen überein, wie ich sie früher für das einheitliche, noch nicht in drei Lagen differenzierte Corium der Flossensäume des erwachsenen Axolotls ausführlich geschildert habe (03, S. 227); wie dort sind auch hier außer den parallel zur Hautoberfläche geschichteten gekreuzten Bündeln aufsteigende Bündel vorhanden, welche bis an die Epidermis herantreten. Elastische Fasern fehlen. Die Epidermis (Fig. 2 *ep*) besteht aus mehreren Schichten und enthält schon zahlreiche Leydigsche Zellen[1] in typischer Ausbildung (*lz*). Die innere Fläche des Coriums wird begrenzt von einer Schicht von Bindegewebszellen, welche ziemlich dicht zusammenschließen können und den Namen Coriumepithel (Cutisepithel), wie er ihr von mehreren Autoren bei andern Formen gegeben wurde, durchaus rechtfertigen. Am besten zeigt dies die Abbildung eines schwächer vergrößerten Schnittes (Fig. 2 *ce*), auf welcher man sie ein größeres Stück weit verfolgen kann. Soweit im Schnitte die Zellkörper selbst nicht getroffen sind, bemerkt man vielfach sehr deutlich die Zellenausläufer, welche dem Corium wie jene dicht anliegen. Die Zellen sind teils mehr abgeflacht (Fig. 3), teils wölben sie sich mehr gegen das Unterhautbindegewebe hin vor (Fig. 2, 3, 4, 5), und besitzen einen großen Kern. An manchen Stellen liegen sie dicht, »nesterweise«, zusammengedrängt (Fig. 4), genau in der gleichen Weise, wie die dicht aneinander liegenden Gruppen von Zellen unter der Innenlage des Coriums vom Rumpf und unter dem Corium der Schwanzflosse beim ausgebildeten Axolotl, welche ich früher als »subcutane Zellennester« bezeichnet habe (03, S. 236 u. 250; Fig. 20, 21, 25). Wie dort, sind auch hier gerade diese gruppenweise zusammenliegenden Zellen weit in das Unterhautbindegewebe vorgewölbt. In dieses selbst entsenden die Zellen des Coriumepithels Ausläufer, welche mit den Bindegewebszellen des Unterhautbindegewebes zusammenhängen. Die Pigmentzellen liegen nach innen von ihnen (Fig. 2 *p*).

Wie das Coriumepithel selbst mit den unter dem einheitlichen Corium liegenden Zellen des Flossensaumes vom erwachsenen Axolotl fast völlig übereinstimmt, so ist es auch bei den Ausläufern und den

---

[1] Da in der Regel angegeben wird, daß die Leydigschen Zellen ihren Inhalt nicht nach außen entleeren, möchte ich nicht unterlassen, auf die in der Mitte der Fig. 2 gezeichnete Zelle aufmerksam zu machen, welche gerade im Begriff ist, nach außen ausgestoßen zu werden.

Verbindungen mit den basalen Epidermiszellen der Fall. Bei dem von mir untersuchten Axolotl von 50 mm enthält das Corium noch keine ganzen Zellen, wie ich es ja ebenfalls von bestimmten Stellen des Flossensaumes beschreiben konnte. Von den Zellen des Coriumepithels steigen mehr oder weniger starke Fortsätze in das Corium auf (Fig. 2, 3, 4, 5). Die dickeren von ihnen geben parallel zur Epidermis verlaufende Fortsätze ab, welche meist unter annähernd rechtem Winkel, gelegentlich aber auch spitzwinkelig abgehen, oft ziemlich weit zu verfolgen sind und selbst wieder zur Epidermis aufsteigende Seitenzweige entsenden können. Andre, meist feine Äste der Zellen des Coriumepithels durchsetzen, ohne Seitenzweige abtreten zu lassen, das Corium seiner ganzen Dicke nach und verbinden sich, ebenso wie die von Seitenzweigen aufsteigenden Fortsätze, mit dreieckig zugespitzten, in das Corium sich einsenkenden Fortsätzen der basalen Epidermiszellen. Die Übereinstimmung mit den für den Flossensaum größerer Axolotl beschriebenen Verhältnissen ist eine so vollständige, daß man geradezu manche der früher veröffentlichten Abbildungen zur Illustrierung der an dem jungen Axolotl von 50 mm sich findenden Verhältnisse verwenden könnte.

Es ergibt sich also das wichtige Resultat, daß die Verbindungen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen der Haut, welche bei ganz jungen Larven fehlen, bei der 50 mm langen Larve mit einheitlichem, noch nicht differenziertem Corium vorhanden sind. Sie müssen also jedenfalls, wie schon jetzt betont werden muß, auf den dazwischen liegenden Stadien neu entstanden sein und können anscheinend nicht auf von Anfang an bestehende Verbindungen zurückgeführt werden. Es wäre von großem Interesse, festzustellen, wann, d. h. vor allem bei welcher Dicke des Coriums sie zuerst auftreten und in welcher Weise sie sich bilden; leider erlaubt aber das mir bis jetzt verfügbare Material vom Axolotl nicht, hierüber irgendwelche Vermutungen zu äußern.

Dagegen kann ich über Stadien, welche nur wenig größer und auch nur wenig weiter entwickelt sind, als das zuletzt geschilderte, einiges mitteilen.

Schnitte von einer 56 mm langen Larve, welche durch die gleiche Körpergegend, wie ich sie eben von einer 50 mm langen Larve geschildert habe, geführt wurden, zeigen gegenüber den letzteren vor allem den Unterschied, daß das Corium nunmehr außer den Zellenausläufern auch ganze Bindegewebszellen einschließt (Fig. 6 u. 8 *bz*). Diese Zellen wandern, wie ich mit Bestimmtheit sagen kann[1], von innen her, d. h.

---

[1] Den genaueren Nachweis werde ich an andrer Stelle führen.

aus dem Coriumepithel, in das Corium ein. Man findet ganz die gleichen Bilder, welche ich bei der Innenlage des erwachsenen Axolotls schon früher beschrieben und ebenfalls im Sinne einer Einwanderung von Zellen gedeutet habe (03, S. 237 u. 255). Die in Fig. 3 (rechts) und in Fig. 7 abgebildeten Zellen des Coriumepithels befinden sich noch auf den ersten Anfangsstadien dieser Einwanderung. Im Corium des Rumpfes findet man nun die ganz in ihm liegenden Zellen vor allem ziemlich dicht unter der Epidermis selbst, so daß durch sie und ihre Ausläufer bereits eine ziemlich zusammenhängende Partie innerhalb des Coriums von dessen Hauptmasse abgetrennt wird (Fig. 6 u. 8). Diese besondere Partie ist die spätere äußere Coriumlage, und nach innen von den sie abgrenzenden Zellen, zwischen diese und die größere Hauptmasse des Coriums, welche selbst zur Innenlage wird, schiebt sich die mittlere Coriumlage ein.

Während man nun überall da, wo die Abgrenzung der Außenlage noch nicht so deutlich erscheint, Verbindungen zwischen den im Corium sich ausbreitenden Ausläufern der Bindegewebszellen und den typischen spitzen Fortsätzen der basalen Epidermiszellen antrifft (Fig. 7), fehlen solche Verbindungen an jenen Stellen, wo die Bindegewebszellen die erwähnte, die Abtrennung der äußeren Coriumlage vorbereitende zusammenhängende Schicht bilden (Fig. 8). Ganz in Übereinstimmung mit den übrigen Erfahrungen über das Fehlen der Verbindungen (s. oben S. 562) sind auch hier die spitz in das Corium sich einsenkenden Fortsätze der basalen Epidermiszellen verschwunden und höchstens andeutungsweise vorhanden. Da, wie gezeigt wurde, auf dem früheren Stadium von 50 mm mit einheitlichem, aber zellenlosem Corium, Verbindungen vorhanden waren, so kann ihr Fehlen nicht primär sein; man muß vielmehr wohl annehmen, daß sie, und mit ihnen die spitzausgezogenen Fortsätze der Epidermiszellen, zurückgebildet worden sind.

Im Schwanze, wo, namentlich gegen die Spitze der Flossensäume zu, dem ziemlich dünnen Corium Zellen vollständig fehlen, findet man noch die schönsten Verbindungen (Fig. 9), in ganz der gleichen Form und Anordnung, wie ich sie von der Kante des Flossensaumes des ausgebildeten Axolotls im I. Teile geschildert habe (03, Fig. 37, S. 257).

Außer den bisher beschriebenenen jüngeren Axolotl-Larven habe ich nun auch einige größere, aber noch nicht erwachsene Axolotl untersucht. Eine genauere Darstellung meiner Beobachtungen kann jedoch unterbleiben, da diese mit dem, was ich an den andern Stadien gefunden habe, vollständig übereinstimmen (vgl. auch 03, S. 200). Soweit das Corium noch einheitlich ist, also zum Teil am Schwanze, vor allem an den Flossensäumen, bietet es die gleichen Bilder wie das einheitliche Corium der jüngeren Larven oder jenes der Flossensäume des erwachsenen; und wo die Differenzierung in drei Lagen eingetreten ist, da finden sich die gleichen Verhältnisse wie an den entsprechenden Stellen der letzteren, die ich im I. Teil dieser Untersuchungen beschrieben habe. Die Unterschiede beziehen sich vor allem auf die Dicke des Coriums und seiner einzelnen Schichten; auf diese Dinge genauer einzugehen, liegt indessen außerhalb des Rahmens der vorliegenden Arbeit.

Ich habe früher schon angeführt, daß man »in den Flossensäumen, von der freien Kante beginnend bis zu deren Basis, die verschiedenen Entwicklungsphasen des Coriums nebeneinander vor sich hat« (03, S. 205). Die vorstehende ausführlichere Darstellung der Verhältnisse bei jüngeren Larven dürfte die Richtigkeit dieser Ansicht, die ich damals nur kurz begründen konnte, aufs neue erhärtet haben.

B. Larven von Salamandra maculosa Laur.

Das Corium der Larven von *Salamandra maculosa* ist natürlich schon öfter Gegenstand der Untersuchung gewesen. Ich kann jedoch die Mehrzahl der früheren Beschreibungen, in denen es, wie das Corium andrer Amphibienlarven, öfter als »Basalmembran« betrachtet wird, hier beiseite lassen. Angaben über das Bestehen von Verbindungen zwischen den Zellen des Coriums und jenen der Epidermis liegen bis jetzt nur von Leydig vor, und sie bildeten, wie ich schon oben in der Einleitung erwähnte, den Ausgangspunkt meiner Untersuchungen.

Leydig studierte »dünne, senkrecht durch die Haut von Salamanderlarven (*S. maculosa*) gelegte Schnitte« (85, S. 121), gab aber leider weder über das Alter, noch über die Körperstelle etwas Genaueres an; über die Technik seiner Untersuchungen sagt er nur, daß die Tiere in Chromessigsäure gehärtet worden waren. Er berichtet: »Prüfen wir nun mit aller Sorgfalt die untere Grenze der Epidermis gegen die Lederhaut hin, so erscheint dieselbe dem ersten Blick nach von körnigem Wesen, läßt sich aber nach und nach als ein feines Netz erkennen. Wir gewinnen bei längerer Besichtigung die Überzeugung, daß an der Grenzmarke der Epidermis nach abwärts durch die sich verästigenden Enden und Ausläufer sowohl der gewöhnlichen Epithelzellen, als auch der Chromatophoren, durch mehrfache Zerteilung und Wiedervereinigung, ein Flechtwerk zustande kommt, das bei Gebrauch geringerer Linsen das Aussehen einer einfach körnigen Lage hat. — Nach unten zu in die Lederhaut lösen sich von eben diesem aus den Plasmafortsätzen der Zellen der Oberhaut entstandenen Maschenwerk von Stelle zu Stelle Streifen ab, um in senkrechter Richtung hinab in das Protoplasma überzutreten, welches in geringer Menge große Kerne im Unterhautbindegewebe umgibt. Die Zellen des Unterhautbindegewebes haben, je weiter sie nach unten lagern, um so mehr den Charakter verästigter Bindegewebskörper. Noch ist zu bemerken, daß die senkrecht nach abwärts gehenden Zellenausläufer wagrecht gerichtete zarte Fortsätze entsenden. Endlich soll nicht unerwähnt bleiben, daß an manchen Hautstellen die Fortsätze der Epidermiszellen unmittelbar, ohne in das Geflechtwerk von vorhin einzutreten, in die senkrecht absteigenden Ausläufer übergehen. — Hautschnitte dieser Art, gewonnen von Tieren, welche in Chrom-Essigsäure gehärtet worden waren, geben also den Nachweis, daß die Zellen des Epithels und jene der darunter gelegenen bindegewebigen Schicht ununterbrochen zusammenhängen.«

Meine eignen Untersuchungen an Larven von *Salamandra maculosa* stimmen mit meinen Beobachtungen an den Axolotl-Larven vollständig überein und zeigen außerdem, daß Leydig, trotz — vielleicht auch gerade wegen — seiner anscheinend recht einfachen Technik mit seiner Beschreibung im wesentlichen recht hat.

Bei neugeborenen Larven ist das Corium als eine einheitliche, noch ziemlich dünne, gleichmäßige, aus einander durchkreuzenden Fibrillen bestehende Membran vorhanden, welche die Epidermis nach innen zu überall überzieht. Nach innen zu liegen ihm zahlreiche Zellen in epithelähnlicher Anordnung an, das »Coriumepithel«[1]. Im weiteren Verlauf des Wachstums bleibt es in ähnlicher Weise noch längere Zeit hindurch bestehen. Auch bei Larven von 36 mm Länge besitzt es im allgemeinen noch den gleichen Bau (Fig. 10 *c*).

Am richtigsten hat bisher C. Rabl das embryonale Corium beschrieben, das auch er als »eine anfangs sehr dünne, aber bald dicker werdende Schicht ungemein feiner, im rechten Winkel sich durchkreuzender Fibrillen« beschreibt. »Man ist anfangs versucht, diese Schicht für eine Basalmembran zu halten und von der Epidermis abzuleiten; die weitere Entwicklung zeigt aber mit aller Deutlichkeit, daß wir es hier mit der ersten Fibrillenschicht der Cutis zu tun haben.

---

[1] Das »Coriumepithel« ist identisch mit den Zellen, welche O. Schultze bei Anurenlarven »Cutiszellen« nennt. Bei Urodelen konnte er »nichts Ähnliches auffinden« (05. S. 47); doch beziehen sich seine Angaben nur auf Flächenpräparate. Auf solchen sind sie wahrscheinlich nur dann deutlich, wenn ihre Zellkörper nach innen stärker vorgewölbt sind, was anscheinend mit Wachstumsvorgängen zusammenhängt.

Dicht unter dieser Schicht sieht man große Zellen, die der Fibrillenschicht unmittelbar anliegen und von deren Protoplasma zarte Fortsätze ausgehen, die mit den Fortsätzen tieferliegender Zellen des embryonalen Bindegewebes anastomosieren« (89, S. 50).

Die ersten Drüsenanlagen der Haut, welche auftreten, sind, wie Maurer richtig erkannt hat (95, S. 162), die Parotiden am Kopfe, sowie zwei Reihen von Drüsen, welche beiderseits von der dorsalen Mittellinie über den ganzen Rumpf und Schwanz hin sich erstrecken. Diese zuerst auftretenden Drüsen (Fig. 10 *ddr*) durchbrechen die Anlage des Coriums und werden somit unmittelbar von dem Unterhautbindegewebe umhüllt, das auch die Hauptmasse der Flossensäume bildet. Die andern Hautdrüsen entwickeln sich erst später (Fig. 10 *dr*) und durchbrechen das Corium nicht, sondern schieben es nach innen zu vor sich her. Rabl hat zuerst darauf hingewiesen (89, S. 51), daß »gleichzeitig mit der Ausbildung der Drüsen und vielleicht in Abhängigkeit davon die Hauptmasse der eigentlichen Cutis von der basalen Fläche der Epidermis allmählich abgedrängt wird und unter dieser ein ziemlich lockeres, faseriges Gewebe zurückbleibt, in welchem auch die Pigmentzellen liegen«. Die Entwicklung des Coriums und der Drüsen verläuft, entsprechend dieser Beschreibung Rabls und genau in der gleichen Weise, wie ich sie schon für den Axolotl geschildert habe (03, S. 200 u. 202, sowie oben S. 565 ff.). Rabl hat nur übersehen, vielleicht auch in seiner kurzen Darstellung nur unerwähnt gelassen, daß unmittelbar unter der Epidermis eine dünne Lage von Bindegewebsbündeln liegen bleibt, welche zur äußeren Coriumlage wird. Das, was er als »Hauptmasse der eigentlichen Cutis« bezeichnet, ist mit der »inneren Coriumlage« nach meiner Bezeichnungsweise identisch, und das »lockere, faserige Gewebe« entspricht meiner »mittleren Coriumlage«. In ihr liegen, mit Ausnahme der oben erwähnten zwei dorsalen Längsreihen der früher entstehenden großen Drüsen, alle andern Hautdrüsen. Auf diesem Stadium findet man das Corium bei Salamanderlarven, welche unmittelbar vor oder in der Metamorphose stehen und eine Länge von etwa 44 mm erreicht haben.

Für die Untersuchung der Zellverbindungen habe ich mich auf diejenigen Stadien beschränkt, bei welchen das Corium ungefähr den in Fig. 10 dargestellten Entwicklungsgrad besitzt und wie ich ihn z. B. bei Larven von 34 und 36 mm Länge fand. Auf jüngere Stadien will ich hier nicht näher eingehen, da das Material, was mir bisher davon vorlag, sich als nicht ganz günstig erwies. Bei den Larven von 34 und 36 mm Länge enthielt das Corium des Rumpfes im allgemeinen noch keine ganzen Zellen und zeigte dementsprechend so ziemlich die gleichen Verhältnisse, wie ich sie von der Axolotl-Larve von 50 mm Länge beschrieben habe (vgl. oben S. 565 ff.). Das Coriumepithel (Fig. 11 *ce*) ist wohl entwickelt und besteht zum Teil aus Zellen, welche sich gegen das Unterhautbindegewebe zu ziemlich stark vorwölben (Fig. 11, 12, 13) und nicht selten nesterweise zusammenliegen. Nach innen von ihnen liegen die Zellen des Unterhautbindegewebes, mit denen sie durch Ausläufer verbunden sein können, sowie Pigmentzellen (Fig. 11 und 12 *p*). Die Art und Weise, wie von den Zellen des Coriumepithels Fortsätze in das Corium (*c*) aufsteigen, hier parallel zur Oberfläche ziehende Seitenzweige abgeben, welche meist unter annähernd rechten Winkeln abtreten, und wie schließlich diese Fortsätze der Zellen des Coriumepithels mit den zugespitzten Fortsätzen der basalen Epidermiszellen verbunden sind — das alles stimmt so vollständig mit den für den Axolotl dargestellten Verhältnissen überein, daß es überflüssig ist, noch irgendwie weiter darauf einzugehen (Fig. 12 u. 13). Auch insofern besteht völlige Übereinstimmung, als die Zellverbindungen an den Flossensäumen und sonst am Schwanze, mit dem Dünnerwerden des Coriums, dieses direkt, ohne Ausläufer abzugeben, durchsetzen, so daß ich mich darauf beschränken kann, auf die von der Axolotl-Larve gegebene Figur (Fig. 9) zu verweisen. Anderseits zeigen Stellen der Haut, an welchen diese etwas weiter entwickelt ist (Rumpf einer Larve von 36 mm), den Beginn der Abgrenzung der Außenlage in dem noch einheitlichen Corium durch regelmäßige Anordnung von Zellenausläufern dicht unter der Epidermis, unter gleichzeitigem Mangel der Verbindungen mit den Epidermiszellen, wie ich es oben (S. 566) schon für den Axolotl beschrieben habe (vgl. Fig. 8). Hier finden sich dann auch schon einzelne ganze Zellen ins Corium eingelagert.

Bei den älteren Larven (44 mm), die vor der Metamorphose stehen (Fig. 14), zeigt dann das Corium genau den gleichen Bau, wie bei den älteren Larven des Axolotls und den erwachsenen Individuen dieser Form. In der Innenlage des Coriums ist das Netz der Bindegewebszellen und ihrer Ausläufer mit der Dahliafärbung aufs schönste nachzuweisen; eine Verbindung der unter der Außenlage des Coriums liegenden Zellen mit der Epidermis ist dagegen so wenig zu sehen, als es beim Axolotl der Fall ist, solange die Außenlage eine gewisse Dicke noch nicht erreicht hat. Auf eine Abbildung dieser Verhältnisse mit stärkerer Vergrößerung glaube ich verzichten zu können, da ich sie früher schon für den Axolotl gegeben habe und da die weiter unten zu beschreibenden Larven von *Bombinator* genau das gleiche zeigen (vgl. Fig. 17).

Ein Vergleich meiner Darstellung mit der oben angeführten Beschreibung Leydigs zeigt zunächst, daß die von ihm untersuchten Larven anscheinend in einem ähnlichen Stadium sich befanden, wie die von mir beschriebenen Larven von 34 und 36 mm Länge. Es ist ferner leicht ersichtlich, daß der ausgezeichnete Forscher mit seinen einfachen Methoden die Verhältnisse im allgemeinen völlig richtig dargestellt hat, wie schon ein Vergleich seiner Fig. 54 mit meiner Fig. 11 sofort zeigt. In dieser Figur ist wie in der Leydigs eine Stelle gezeichnet, an welcher im »Coriumepithel« mehrere Zellen nesterweise zusammenliegen. Wenn bei Leydig etwas zahlreichere aufsteigende und rechtwinkelig von diesen abgehende Ausläufer von Bindegewebszellen gezeichnet sind, als auf meinen Figuren (11, 12, 13), so dürfte dies wohl nur daher rühren, daß er einen dickeren Schnitt vor sich hatte und die in ihm sichtbaren Zellenausläufer in eine Bildebene projizierte. Nur ein Punkt ist mir in der Beschreibung Leydigs nicht ganz klar, nämlich, was er unter dem »durch die sich verästigenden Enden und Ausläufer sowohl der gewöhnlichen Epithelzellen, als auch der Chromatophoren, durch mehrfache Zerteilung und Wiedervereinigung zustande kommenden Flechtwerk« versteht. Das innerhalb des Coriums liegende Netz von Zellenausläufern scheint er nicht damit zu meinen, da er dies erst im Anschluß an den eben angeführten Ausdruck näher beschreibt (vgl. oben S. 567), und in der Figur ist an oder richtiger in der Basis der Epidermiszellen in der Tat eine Art Netz- und Maschenwerk angedeutet. Ein solches besonderes Netz- und Maschenwerk ist aber in Wirklichkeit nicht vorhanden. Ich kann mir daher die Angabe Leydigs nur so erklären, daß seine Schnitte vielleicht ein wenig schräg geführt waren und daß der Eindruck des »Flechtwerkes« durch eine Schräg- oder Flächenansicht der im Corium verlaufenden Ausläufer, welche infolge der schrägen Schnittrichtung noch die Basis der Epidermiszellen teilweise überlagerten, zustandekam. Daß er kein ganz klares Bild vor Augen hatte, was ja durch seine anscheinend sehr einfache Technik bedingt wurde, geht daraus hervor, daß er auch die in der Epidermis liegenden Chromatophoren an der Bildung des »Flechtwerkes« teilnehmen läßt. Die Chromatophoren verhalten sich aber bei der Salamanderlarve ganz genau ebenso, wie ich es für den Axolotl früher ausführlich beschrieben habe (03, S. 261 ff.), d. h. sie liegen innerhalb der Epidermis stets in den Intercellularräumen und verbinden sich, soweit sie das Corium durchsetzen, niemals mit den in oder unter ihm liegenden Bindegewebszellen (»fixen Bindegewebszellen«), sondern mit dem in und unter dem Corium liegenden besonderen Pigmentzellennetz.

C. Larven von Bombinator pachypus Bonap.

Das Corium der Larven von Anuren und das Vorkommen von Verbindungen zwischen Zellen des Coriums und der Epidermis stimmen mit den von den Urodelenlarven (Axolotl und *Salamandra*) beschriebenen Verhältnissen in so hohem Grade überein, daß es an sich überflüssig wäre, sie nochmals zu schildern, und daß ich mich mit der Feststellung begnügen könnte, daß dem so ist. Wenn ich trotzdem auch auf die Larven von Anuren etwas ausführlicher eingehe, so geschieht es, um die schon in der Einleitung kurz berührten Angaben Maurers über das Vorkommen von Zellverbindungen in der Haut von Anurenlarven nachzuprüfen. Zwar wird aus dem nachstehenden ohne weiteres ersichtlich sein, daß die Befunde bei den Urodelenlarven an sich schon genügen, um seine Angaben zu beurteilen; man könnte jedoch immerhin den Einwand erheben, daß Urodelen und Anuren sich in diesem Punkte verschieden verhalten, da ja z. B. auch der Bau der Epidermis bei den Larven beider Abteilungen mancherlei Differenzen zeigt. Einem solchen Einwande von vornherein entgegenzutreten, dürfte daher nicht unzweckmäßig sein.

Maurer, auf dessen Angaben ich mich im wesentlichen hier beschränken werde[1], hat seiner Darstellung die Larven von *Rana* zugrunde gelegt; ich selbst habe die der Unke (*Bombinator*) bevorzugt, weil diese, wie ich schon oben anführte, etwas größere Elemente besitzt. Eine Erklärung für die Verschiedenheit unsrer Auffassung ist jedoch durch diese Verschiedenheit des Untersuchungsobjekts nicht bedingt, wie ich ausdrücklich betonen möchte; denn ich habe mich davon überzeugt, daß die Larven unsrer einheimischen Anuren in den hier in Betracht kommenden Punkten sich im wesentlichen gleich verhalten.

Maurer fand, daß schon bei Larven, deren Corium erst »in Form einer feinen, aber deutlich doppelt konturierten Lamelle erscheint, welche ganz homogen ist« (95, S. 131), »feinste Fortsätze der basalen Ectodermzellen in die homogene Coriumlamelle eindringen« und glaubte, daß »man darin den Ausdruck der Beteiligung des Ectoderms an der Bildung dieser Lamelle erblicken kann«. Während das Corium in solchen Stadien noch zellenlos ist und nur an seiner »dem Ectoderm abgewandten Fläche große Zellplatten mit scheibenförmig abgeplatteten

---

[1] Die große Menge von Angaben, welche gerade über die Entwicklung des Coriums der Anuren vorliegen, teils in besonders damit beschäftigten Untersuchungen, teils in mehr gelegentlichen Äußerungen, müssen hier unberücksichtigt bleiben.

Kernen angelagert« zeigt, enthält es später »ganz vereinzelte Zellen, welche große abgeplattete, parallel zur Hautfläche angeordnete Kerne besitzen« (S. 134). Sie sind zuerst »in den tiefsten Schichten der noch dünnen Lederhaut zu erkennen. Gegen die Epidermis zu besteht noch eine Schicht des Corium, die vollkommen zellenfrei ist. Dieselbe zeigt bei mittelgroßen Kaulquappen häufig noch eine homogene Beschaffenheit und ist dunkler gefärbt als die tiefen Schichten, welche fibrilläre Struktur besitzen und Zellen enthalten.. Dies weist darauf hin, daß an der Basis der Epidermis eine fortwährende Neubildung von Coriumsubstanz stattfindet, die, wenn man sie von Zellen ableitet, was wohl das einzig Verständliche ist, nur von den basalen Epidermiszellen gebildet sein kann«.

Bei noch älteren Larven, welche »die Hinterextremitäten nur als kleine Höckerchen erkennen lassen«, erstrecken sich an der Bauchfläche, wo noch »einfache Zustände bestehen«, von der basalen Fläche der untersten Epidermiszellen »äußerst zahlreiche, feinste kurze Fortsätze in die oberflächlichste Schicht der Cutis hinein« (S. 135). Ähnliche Verhältnisse findet man »gegen die Rückenfläche zu«. »Gehen wir noch weiter dorsalwärts, so kommen wir in die Gegend, wo die mächtigen Hautdrüsen sich schon entwickelt haben, und hier findet man die Epidermis von der fibrillären straffen Lederhaut abgedrängt, und zwischen letzterer und der basalen Fläche der Epidermis tritt zum ersten Male eine neue Schicht auf, welche allmählich sich später um den ganzen Körper ausdehnt, so daß nirgends mehr die Epidermis direkt auf dem straffen Corium aufsitzt«; diese Schicht ist die »lockere Coriumschicht«. Die Bezirke, in denen die ersten Hautdrüsen sich bilden, erscheinen auf dem Querschnitt als zwei dorsale Wülste. »Im Bereiche des Wulstes ist außer den großen alveolären Drüsen auch eine lockere Coriumlage zwischen Oberhaut und der derben Lederhaut entwickelt und gerade am Rande des Wulstes kann man die Art ihrer Bildung beurteilen« (S. 137). »Seitlich vom Wulst liegt die mehrschichtige Epidermis unmittelbar dem straffen Corium auf.« Die Basalfläche der tiefsten Zellenlage der Epidermis »zeigt in das Corium eindringende feinste Fortsätze, und ebenso gehen von den im Corium befindlichen Zellen feinste Plasmafortsätze aus, die sich verhalten wie die Fortsätze der Knochenkörperchen im Knochengewebe. Die basalen Fortsätze der Epidermiszellen haben die Bedeutung von Intercellularstrukturen, und es erscheint mir von großem Interesse, daß zwischen den Epidermis- und Coriumzellen solche Verbindungsfäden bestehen. Dieser organisierte Zusammenhang legt den Gedanken an eine genetische Beziehung zwischen beiden Zellformen nahe, derart, daß die Coriumzellen aus dem Epidermisverband ausgetretene Epithelzellen darstellen, ebenso wie die Beziehung zwischen Knochenkörperchen und Osteoblasten besteht. Geht man vom Rande des Wulstes auf diesen selbst über, so sieht man, daß einzelne große Zellen zwischen Oberhaut und straffem Corium eingelagert sind. Von den basalen Flächen der Oberhautzellen zur Oberfläche des straffen Corium verlaufen aber zahlreiche feine Fäden, welche nur die in die Länge gezogenen Fortsätze dieser Zellen ins Corium, wie ich sie soeben schilderte, darstellen können. Diese Fäden sieht man überall zwischen den eingeschobenen Zellen senkrecht hindurch treten« (S. 137). Diese Zellen des lockeren Coriums sind nach Maurer teils »abgelöste Epidermiszellen«, teils »mesodermale aus der Tiefe stammende Bindegewebszellen«.

Aus der Darstellung Maurers, von welcher ich die auf die Epidermis und die Entwicklung der glatten Muskelfasern des Coriums bezüglichen Abschnitte beiseite gelassen habe, erhellt ohne weiteres, daß die Entwicklung des Coriums bei Anuren- und Urodelenlarven in den Grundzügen ziemlich übereinstimmt. Wie ferner auch aus dem nach Maurer Zitierten ersichtlich ist, zeigt ein Querschnitt durch die Rumpfgegend einer Anurenlarve, bei welcher die großen Hautdrüsen auf der Dorsalseite sich zu entwickeln angefangen haben, die verschiedensten Stadien der Coriumentwicklung nebeneinander, so daß auch aus diesem Grunde ein Eingehen auf jüngere Larvenstadien überflüssig ist.

Betrachtet man z. B. einen Querschnitt durch den Rumpf einer Unkenlarve von 32 mm Länge (Fig. 15), so findet man auf der Bauchfläche und an den seitlichen Teilen noch ein seitliches Corium (*c*); mehr dorsalwärts werden allmählich Anlagen von Hautdrüsen (*dr*) bemerkbar, welche das Corium nach innen vorwölben. Indem diese größer werden, wird die Trennung des Coriums in drei Lagen deutlich, von denen die mittlere (c_m) die Drüsen einschließt; wie bei den Urodelenlarven, und übereinstimmend mit den Angaben Maurers, entwickeln sich die ersten Hautdrüsen in zwei dorsalen Längsbezirken, in welchen demgemäß auch die Scheidung der drei Coriumlagen am frühesten sichtbar wird. Die Kante des niedrigen dorsalen Flossensaumes schließlich besitzt wieder ein einheitliches Corium. Der einzige Unterschied in meinen Beobachtungen über die Entwicklung des Coriums gegenüber den Angaben Maurers besteht darin, daß Maurer die äußere Coriumlage nicht erwähnt. Sie ist jedoch stets nachzuweisen, genau in der gleichen Weise, wie ich sie von den Urodelen geschildert habe (Fig. 17 u.

18 c_a). Erst von erwachsenen Fröschen erwähnt **Maurer** eine »Basalmembran« (95, Taf. VI Fig. 1 u. 2 *b*), welche mit der äußeren Coriumlage identisch ist.

Nicht einverstanden bin ich jedoch mit **Maurers** Beobachtungen über Zellverbindungen. Eine völlig sichere Beurteilung aller seiner Angaben ist indessen nicht leicht, da in seinen Figuren Zellkörper und fibrilläre Elemente des Bindegewebes nicht deutlich genug unterschieden sind. Dies ist wahrscheinlich zum Teil durch die von ihm angewandte Technik bedingt, über welche man allerdings nur Vermutungen äußern kann. In der Figurenerklärung finden sich nämlich keinerlei Angaben darüber. Im Texte steht nur die Bemerkung, daß die Anurenlarven mit »Chromosmium-Essigsäure« konserviert waren (S. 127); »verschiedene Doppelfärbungen« (S. 132), auf deren Effekt bzw. Nichteffekt gelegentlich hingewiesen wird, sind nicht genauer angeführt. Da jedoch bei der Untersuchung der Haut der Cyclostomen und Fische besonders die **van Gieson**sche Methode (Hämatoxylin, Säure-Fuchsin-Pikrinsäure) verwandt wurde, so ist zu vermuten, daß sie eine dieser »verschiedenen Doppelfärbungen« ist, welche **Maurer** auch bei den Amphibienlarven benutzte.

Die Kenntnis der Färbemethoden wäre gerade für die Beurteilung der Angaben über die jüngeren Stadien sehr erwünscht. Bei ihnen spricht **Maurer** von »feinsten Fortsätzen der basalen Ectodermzellen«, welche »in die homogene Coriumlamelle eindringen«. Derartige Fortsätze sind nun tatsächlich vorhanden. Auf der Bauchseite der erwähnten Querschnitte durch den Rumpf von 32 mm langen Unkenlarven, ebenso noch an den lateralen Partien und schließlich an dem dorsalen Flossensaume, wo, soweit das Corium noch einheitlich ist, die gleichen Verhältnisse, wie bei jüngeren Stadien, sich finden, sind sie genau in der gleichen Weise ausgebildet, wie bei entsprechenden Stellen von Axolotl- und Salamanderlarven (Fig. 19; vgl. hierzu Fig. 9 vom Axolotl). Ich kann mich daher auf die Wiedergabe dieser einen Figur beschränken. Sobald das Corium etwas dicker wird, findet man nicht nur die einfachen, senkrecht durch das Corium aufsteigenden Ausläufer des Coriumepithels, welche sich direkt mit den zugespitzten Fortsätzen der basalen Epidermiszellen verbinden, sondern auch die parallel zur Epidermis ziehenden Seitenzweige usw., also genau die gleichen Bilder, wie sie in den Fig. 2—7 vom Axolotl und Fig. 11—13 von den Salamanderlarven gegeben werden. Alle diese sehr feinen Ausläufer und Zellverbindungen kann ich selbst bei Anwendung meiner Dahliafärbung wahrnehmen. Auf Präparaten dagegen, welche nach **van Gieson** oder **Mallory** gefärbt wurden, sehe ich zwar ebenfalls feine, das Corium senkrecht durchziehende Linien; diese sind aber keine Zellverbindungen, überhaupt keine Protoplasmafortsätze der Zellen, sondern kleine aufsteigende Bindegewebsbündel, wie ich sie schon früher für das Corium des Axolotls beschrieben habe, nicht nur für das einheitliche, noch nicht in drei Lagen differenzierte Corium, sondern auch für die Außen- und Innenlage (03, S. 215, 225 u. 227). Sie finden sich in der gleichen Weise bei jüngeren Axolotln wie bei Salamanderlarven, und ebenso bei *Proteus* (s. unten), wo sie auch in der stärker entwickelten Außenlage sehr deutlich sind. Bei Anurenlarven sind sie natürlich in der Innenlage ebenfalls vorhanden (Fig. 18 *a*). Wenn sich daher die Angaben MAURERS, wie ich vermute, auf VAN GIESON-Präparate beziehen, so ist es wahrscheinlich, daß das, was er als »feinste Fortsätze der basalen Ectodermzellen« beschreibt, solche aufsteigende, das Corium senkrecht durchsetzende Bindegewebsbündel und keine Zellverbindungen waren, da diese mit der VAN GIESONschen Methode gar nicht zu sehen sind.

Mit Sicherheit aber kann man das von jenen »Fortsätzen« aussprechen, welche sich nach MAURER von der basalen Fläche der untersten Epidermiszellen in die lockere Coriumschicht der Drüsenwülste, in die »Mittellage« des Coriums nach meiner Bezeichnungsweise, erstrecken. Betrachtet man eine Stelle eines Schnittes, an welcher, wie an den dorsalen Wülsten, die Hautdrüsen schon gut entwickelt sind (Fig. 18), so findet man das Corium in drei Lagen gesondert: unmittelbar unter der Epidermis (*ep*) die ziemlich dünne äußere Lage (c_a), nach innen von ihr die »lockere« mittlere (c_m), und schließlich die innere Lage (c_i). Die Verteilung der collagenen Bindegewebsbündel zeigen am besten VAN GIESON- oder MALLORY-Präparate. Während die innere Lage das bekannte Bild der lamellenartigen Schichten, welche von senkrecht aufsteigenden Bündeln durchsetzt werden, erkennen läßt, enthält die mittlere Lage erheblich weniger zahlreiche Bündel, welche alle senkrecht zur äußeren Lage emporstreben (*a*). Von den früher für den »erwachsenen« Axolotl dargestellten Verhältnissen (03, Fig. 4 u. 5) unterscheidet sich das Schnittbild nur dadurch, daß die Menge der aufsteigenden Bündel bei der Unkenlarve noch viel geringer ist, gerade so wie bei allen andern Anuren und Urodelenlarven, oder an allen jenen Stellen der Haut des Axolotls, welche, wie die Flossensäume, das Verhalten jüngerer Stadien wiederholen. Vergleicht man nun mit meiner Fig. 18 etwa die Fig. 7 und 10 auf Taf. V des MAURERschen Buches (95), so sieht man leicht, daß die von ihm als Fortsätze der basalen Epidermiszellen aufgefaßten Linien (95, Fig. 10 *b*) mit den aufsteigenden Bindegewebsbündeln identisch sind. Auch sie sind also keine Intercellularstrukturen oder Verbindungsfäden zwischen den Epidermis- und Coriumzellen, wie Maurer glaubte.

Bei der von Maurer möglicherweise angewandten van Gieson-Färbung ist eine solche Verwechslung von collagenen Bündeln mit Zellenausläufern höchstens dann denkbar, wenn die Extraktion des Hämatoxylins und seine Ersetzung durch Säurefuchsin nur schwach ist, so daß die Färbung der beiderlei Elemente sich nicht so stark unterscheidet, wie es bei typisch gelungenen Präparaten erzielt werden kann. Da jedoch in Maurers Figuren sowohl das Protoplasma der Zellen wie die collagenen Elemente des Bindegewebes nur recht blaß, und namentlich die letzteren nicht ganz klar angedeutet sind, so ist es überhaupt fraglich, ob seine Zeichnungen nach Präparaten angefertigt wurden, in welchen diese Substanzen stärker gefärbt waren; vielleicht handelte es sich um Präparate, welche im wesentlichen nur eine Kernfärbung zeigten. An solchen Präparaten aber ist, ebenso wie an nicht ganz wohlgelungenen, stärker gefärbten van Gieson-Schnitten, die wirkliche Verteilung der Zellen und ihrer Ausläufer überhaupt nicht zu studieren, da sie entweder fast ganz ungefärbt erscheinen oder von den collagenen Elementen nicht deutlich zu unterscheiden sind.

Wird ein Schnitt, welcher der Beschreibung Maurers entspricht und wie ich ihn in Fig. 18 dargestellt habe, dagegen mit Dahlia gefärbt, um die Verteilung der Bindegewebszellen und ihrer Ausläufer zu zeigen, so wird meine Auffassung der Maurerschen Befunde noch weiter bestätigt (Fig. 17). Man sieht zunächst auch hier leicht, daß die von Maurer als Fortsätze der basalen Epidermiszellen aufgefaßten, senkrecht durch die mittlere Coriumlage aufsteigenden Züge fast ungefärbt bleiben (*a*) und sich nur ganz blaßviolett, wie die Außen- und Innenlage des Coriums färben; da sie sich also auch mit dieser Methode geradeso wie die übrigen Bindegewebsbündel verhalten, dürfte ihre Identität mit diesen in genügender Weise sichergestellt sein. Überdies sieht man, daß die Bindegewebszellen (*bz*) keine solch regelmäßig die mittlere Coriumlage durchsetzenden Fortsätze besitzen, sondern sich mehr nach allen Richtungen hin verzweigen, genau in der gleichen Weise, wie ich es vom Axolotl schon früher beschrieben habe (03, z. B. Fig. 35). Übrigens stimmt auch sonst die Verteilung der Bindegewebszellen im Corium — so die epithelartige Schicht unter der äußeren Coriumlage (c_a) und die Anordnung in der Innenlage (c_i) — durchaus mit den für den Axolotl angegebenen Verhältnissen überein. Nicht unerwähnt möchte ich lassen, daß auch bei den Unkenlarven Verbindungen der basalen Epidermiszellen mit den unter der Außenlage des Coriums liegenden Bindegewebszellen fehlen, ebenfalls in Übereinstimmung mit den an jüngeren Axolotln und an Salamanderlarven gemachten Erfahrungen. So zeigt sich, daß also nicht nur die von Maurer als Verbindungen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen gedeuteten Dinge nicht als solche aufgefaßt werden können, sondern daß solche gerade an den Stellen, an denen er sie beschreibt, überhaupt fehlen.

Es ist selbstverständlich, daß schon aus diesen Gründen den theoretischen Schlüssen, welche Maurer aus seinen eignen Beobachtungen zieht, die Grundlage entzogen wird. Da aber meine eignen Feststellungen über das Bestehen von Verbindungen zwischen Epithelzellen der Epidermis und Bindegewebszellen des Coriums mit denen Maurers nicht identisch sind, können sie auch nicht ohne weiteres an deren Stelle treten, um die Vorstellungen Maurers über genetische Beziehungen zwischen Epidermis und Corium zu stützen. Ob derartige Schlüsse überhaupt zulässig sind, soll weiter unten noch genauer untersucht werden.

D. Larve von Ichthyophis glutinosus (L.).

Was ich über die *Ichthyophis*-Larven hier mitteilen kann, ist zumeist negativer Art. Wie ich oben schon erwähnte, war die Untersuchung dieses Objektes wünschenswert, weil F. und P. Sarasin bei ihm das Vorkommen von Zellverbindungen glaubten feststellen zu können. Sie beschrieben an der Basis der Epidermiszellen feine Spitzen, von welchen je ein feiner Faden seinen Ausgang nehme (87, S. 45). »Der Verlauf desselben ist entweder ganz gerade oder geschweift; er durcheilt die beiden derben Bindesubstanzlagen ... und entzieht sich dann dem Blick.« Einmal schienen »drei solcher Fäden in einer einzigen sternförmigen Zelle zu endigen«. »Das Ergebnis des Gesagten wäre, daß die Elemente der Epidermis durch Ausläufer, Pseudopodien, mit den Zellen des Bindegewebes in Verbindung ständen, wie sie schon durch Substanzbrücken unter sich vereinigt sind.«

Die Grundlage dieser Darstellung bilden ganz ähnliche Verhältnisse, wie sie in der Haut auch der Anuren- und Urodelenlarven vorliegen. Wenn man von den durch die Ringelung der Haut und die spätere Einlagerung von Schuppen bedingten Besonderheiten der *Ichthyophis*-Larven absieht, für welche ich auf die Beschreibung von F. und P. Sarasin verweise (87, S. 79), so unterscheidet sich das Corium der *Ichthyophis*-Larven (Fig. 22) von dem der andern, von mir bisher untersuchten Amphibienlarven im wesentlichen nur dadurch, daß die Außenlage des Coriums (c_a) eine ähnliche Schichtung zeigt wie die Innenlage (c_i), was übrigens von F. und P. Sarasin schon richtig erkannt wurde. Die Außenlage verhält sich also gerade so, wie bei *Proteus*, worauf ich unten noch zurückzukommen haben werde. Die Zahl der Schichten wie die Gesamtdicke der Außenlage (c_a) sind geringer wie die der Innenlage (c_i). Zwischen beiden findet sich die recht mächtig entwickelte mittlere Lage (c_m), welche wie sonst die Hautdrüsen (*dr*), Pigment (*p*), und die sehr zahlreichen Blutgefäße (*bg*) einschließt. In ihr steigen wie bei den andern Amphibienlarven zahlreiche, vielfach isoliert verlaufende Bindegewebsbündel (*a*) von der Innenlage zur Außenlage empor, treten in diese ein und können bis zur Basis der Epidermiszellen verfolgt werden. Infolge dieses Herantretens bis zur Basis der Epidermiszellen können sie bei Anwendung von Methoden, welche keine sehr distinkte Färbung der collagenen Fasern bewirken, leicht für Fortsätze der Epidermiszellen gehalten werden. Das war auch offenbar bei den Präparaten, welche der Sarasinschen Beschreibung als Grundlage dienten, der Fall. Färbt man dagegen mit der Blochmannschen Methode (mit der Modifikation der Boraxkarminvorfärbung, s. oben), mit Boraxkarmin-Anilinblau-Pikrinsäure, nach Mallory oder nach van Gieson (besonders mit der Modifikation von Weigert), so kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die Sarasinschen Angaben über das Vorkommen von Zellverbindungen bei der *Ichthyophis*-Larve auf der gleichen Verwechslung mit aufsteigenden Bindegewebsbündeln beruhen, welche zu den entsprechenden Angaben Maurers für Anurenlarven geführt hat. Mit allen diesen Methoden werden die Bindegewebsbündel so scharf und distinkt gefärbt, daß sie von den Zellen leicht und bestimmt unterschieden werden können.

Obwohl ich somit die von F. und P. Sarasin beschriebenen Fäden nicht als Zellverbindungen auffassen kann, halte ich es doch für nicht ausgeschlossen, daß solche auch bei der *Ichthyophis*-Larve vorhanden sein können. Leider konnte ich an dem einzigen, mir verfügbaren Exemplar, das anscheinend in einer Chromsäure-Lösung oder -Mischung konserviert war, keine brauchbaren Dahliafärbungen erzielen. Die Ähnlichkeit des Baues der äußeren Coriumlage mit den Verhältnissen bei *Proteus*, wie sie unten zu schildern sein werden, erlaubt aber vielleicht die Vermutung, daß auch das Verhalten der Zellen und ihrer Verbindungen ein entsprechendes sein könnte. Eine Entscheidung kann natürlich nur durch Untersuchung geeigneten Materiales herbeigeführt werden.

E. Beurteilung der Ergebnisse.

Die Untersuchung ganz junger Axolotl-Larven hat gezeigt, daß bei ihnen das sehr dünne und gleichmäßige Corium noch von keinerlei Verbindungen zwischen den basalen Epidermiszellen und dem sog. »Coriumepithel«, der unter dem Corium ausgebreiteten Schicht von Bindegewebszellen, durchsetzt wird. Später dagegen, wenn das Corium etwas an Dicke zugenommen hat, aber immer noch einheitlich ist, sind sowohl an entsprechenden Stellen von Axolotl-Larven, z. B. an den Flossensäumen und am Schwanz, wie von Salamander- und Anurenlarven, deutliche Verbindungen vorhanden, welche als gerade, unverzweigte Fäden zwischen den Bindegewebs- und Epithelzellen ausgespannt sind (Fig. 9 u. 19). Daraus muß man schließen, daß diese Verbindungen, sobald das Corium eine gewisse Dicke erreicht hat, neu gebildet werden und daß sie keine primären, stets auf der Grundlage schon bestehender Verbindungen sich entwickelnde Intercellularstrukturen zu sein brauchen.

Da die Epidermiszellen ganz junger Larven, bei denen die Verbindungen fehlen, zumeist an ihrer Basis ganz flach sind und dem Corium mit ziemlich glatter Fläche aufsitzen, während in allen den Fällen, in welchen Verbindungen nachgewiesen wurden, die Epidermiszellen mit spitzen Fortsätzen in das Corium eingesenkt sind, so muß man wohl annehmen, daß sie bei der Bildung der Verbindungen nicht nur passiv beteiligt sind, sondern den von den Bindegewebszellen aus in das Corium eintretenden Ausläufern mit ihren Fortsätzen bis zu einem gewissen Grade entgegenkommen. Es ist wichtig, daß eine solche Veränderung der basalen Fläche der Epidermiszellen aus ihrer verschiedenartigen Form bei verschiedenen Entwicklungsstadien mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit gefolgert werden kann; denn man darf daraus wohl den Schluß ziehen, daß die Epidermiszellen nicht starr sind, sondern ein, wenn auch nur sehr zähflüssiges, plastisches Protoplasma besitzen. Daß dem so ist, geht überdies — was zu betonen nicht überflüssig sein dürfte — aus ihrer Teilungsfähigkeit hervor, welche mir ohne eine derartige Annahme ganz undenkbar erscheint. Eine zähflüssige, plastische Beschaffenheit des Protoplasmas aber, oder wenigstens gewisser Teile[1] des Protoplasmakörpers der Zelle, ist eine notwendige Voraussetzung dafür, daß die Epidermiszellen mit dem Protoplasma andrer Zellen eine kontinuierliche Verbindung eingehen können.

---

[1] Ich betone dies mit Rücksicht auf die eigentümlichen Einlagerungen der basalen Epidermiszellen, welche sich bei vielen — vielleicht allen — Amphibienlarven finden; vgl. unten die kurze Bemerkung über *Proteus* (S. 593).

Daß der größere Teil jedes Verbindungsfädchens zwischen Epithel- und Bindegewebszellen den letzteren zugehört, daß also sie den ersteren gewissermaßen mehr entgegenkommen, geht aus verschiedenen Gründen mit ziemlicher Sicherheit hervor.

Zunächst läßt sich feststellen, daß ganz allgemein eine Einwanderung von Bindegewebszellen in das junge Corium von innen her, nach der Körperoberfläche zu, stattfindet (vgl. oben S. 565), genau in der gleichen Weise, wie, nach meiner früheren Schilderung (03, S. 237 u. 255), eine solche Einwanderung von Zellen in die innere Coriumlage auch späterhin noch erfolgt. Diese Tatsache beweist schon, daß die Bindegewebszellen eine größere Beweglichkeit besitzen müssen, wenn diese auch nicht so erheblich ist, daß sie am lebenden Objekt direkt beobachtet werden kann, und daß sie also befähigt sind, den Epidermiszellen auf eine größere Entfernung hin entgegenzukommen. Die weitere Entwicklung des Coriums zeigt aber ferner, daß bei fortschreitender Dickenzunahme die zuerst allein vorhandenen, das ganze Corium durchsetzenden senkrecht aufsteigenden Verbindungsfäden parallel zur Hautoberfläche verlaufende Seitenzweige bekommen (Fig. 2, 4, 5, 11, 12, 13), und daß noch später in diesen Zweigen und an ihrer Stelle ganze, Kerne einschließende Bindegewebszellen sichtbar werden, deren Einwanderung von innen her mir, wie schon erwähnt, nicht zweifelhaft erscheint (Fig. 6, 8). Daraus folgt, daß die senkrecht das ganze Corium durchsetzenden Verbindungsfäden mindestens zum größten Teil, wahrscheinlich aber bis dicht an die Epidermiszellen heran, von den Bindegewebszellen herrühren. Daß deren Protoplasma nicht fest, sondern zähflüssig sein muß, geht vor allem aus ihrer, durch die Einwanderungsfähigkeit bewiesenen Beweglichkeit hervor, außerdem aber aus der ganzen Art und Weise ihrer Begrenzung und Fortsatzbildung, der Ansammlung kleiner, bogig begrenzter Protoplasmamengen an den Verzweigungsstellen der Ausläufer u. a. m., worauf ich schon früher im I. Teil dieser Untersuchungen hingewiesen habe (03, S. 240 u. 242).

Damit ist aber auch gezeigt, daß die Möglichkeit einer Neuentstehung von Protoplasmaverbindungen während der Entwicklung durchaus möglich und verständlich ist, wenn es überhaupt eines solchen Beweises bedurfte. Wenn sowohl die Epithel- wie die Bindegewebszellen zähflüssiges Protoplasma besitzen, so können einander begegnende Fortsätze von beiderlei Zellen gerade so gut zu einem kontinuierlichen Verbindungsfaden zusammenfließen, wie etwa nackte reticuläre Pseudopodien eines Rhizopoden ununterbrochene Verbindungsfäden miteinander zu bilden befähigt sind.

Ebenso aber, wie Zellverbindungen zwischen Epithel und Bindegewebe der Haut im Laufe der Entwicklung neu entstehen, können sie auch wieder rückgebildet werden. Auch dies geht aus den oben mitgeteilten Beobachtungen hervor. Sowohl bei Axolotl-, wie bei Salamander- und Unkenlarven werden die Verbindungen spärlicher oder fehlen schließlich vollständig, sobald dicht unter der Epidermis die Schicht von Bindegewebszellen, welche die bevorstehende Trennung des Coriums in drei Lagen vorbereitet, als ziemlich gleichmäßige Zone sich anzuordnen beginnt (Fig. 6 und 8). Durch sie wird die äußerste, ziemlich dünne Partie des Coriums als »Außenlage« von dem zur »Innenlage« werdenden größeren inneren Reste abgetrennt. Zwischen beiden gelangt die »lockere« mittlere Lage zur Ausbildung, und die den Trennungsvorgang einleitende Zellschicht wird zu einer epithelartigen Schicht, welche ihrem ganzen Wesen nach, wie in ihrem Verhältnis zur Außenlage, durchaus dem »Coriumepithel« ganz junger Larven bzw. dessen Verhältnis zur ersten Anlage des Coriums vergleichbar ist. Wie das Coriumepithel ganz junger Larven entsendet auch die der Außenlage anliegende Schicht von Bindegewebszellen keine Verbindungen zur Epidermis, so lange die Außenlage noch sehr dünn ist. Da nun vorher Verbindungen vorhanden waren, so bleibt wohl nur die Annahme, daß sie wieder rückgebildet worden sind. Bei zunehmender Dicke der Außenlage trifft man dagegen, wie ich früher nachgewiesen habe (03, S. 247), gelegentlich wieder Verbindungen an, welche natürlich vermutlich abermals aufs neue entstanden sind.

Ich komme demnach, um die vorstehenden Erörterungen zusammenzufassen, zu dem Ergebnis, daß bei den Amphibienlarven Zellverbindungen zwischen Epithel und Bindegewebe an der gleichen Stelle der Haut je nach den Entwicklungsstadien fehlen oder vorhanden sein, neu entstehen oder zurückgebildet werden können.

Die Frage, ob das Bestehen von Verbindungen zwischen Epithelzellen der Epidermis und Bindegewebszellen des Coriums für einen genetischen Zusammenhang der beiden Bestandteile der Haut spricht, ist zwar durch die obigen Beobachtungen und Betrachtungen im wesentlichen schon beantwortet, muß aber, besonders im Hinblick auf die Ausführungen Maurers, doch noch etwas eingehender besprochen werden.

Von vornherein möchte ich betonen, daß es außerhalb des Rahmens dieser Arbeit liegt, die Frage nach genetischen Beziehungen zwischen Epidermis und Corium ganz allgemein zu behandeln. Es können vielmehr hier nur jene Meinungen in Betracht gezogen werden, welche das Bestehen von Verbindungen zwischen den zelligen Elementen beider Hautschichten zur Begründung verwenden. So muß ich also darauf verzichten, z. B. die Anschauungen Retterers u. a., die sich auf andersartige Beobachtungen stützen, einer kritischen Erörterung zu unterziehen oder die zahlreichen Beobachtungen über pathologische Verlagerungen von Epithelelementen ins Corium genauer anzuführen.

Genetische Beziehungen wurden aus dem Bestehen der Zellverbindungen bis jetzt nur in dem Sinne einer Einwanderung von Zellen der Epidermis in das Corium erschlossen, an dessen Aufbau sie sich beteiligen sollten, während man umgekehrt die Einwanderung von Zellen aus dem Corium in die Epidermis daraus meines Wissens noch nicht gefolgert hat.

So viel mir bekannt ist, sind es auch nur Maurer und Krompecher, welche auf Grund des Bestehens der Verbindungen genetische Beziehungen in dem erstangeführten Sinne angenommen haben. Von ihnen stützt sich nur Maurer auf eigne Beobachtungen, während Krompecher sich auf der Literatur entnommene Angaben, insbesondere auf Maurers, sowie auf meine eignen Untersuchungen stützt.

Bei den Angaben Maurers muß man scharf unterscheiden zwischen jenen Tatsachen, welche er als einen Beweis für den ectodermalen oder richtiger epidermoidalen Ursprung der das Corium der Anuren senkrecht durchsetzenden glatten Muskelzellen ansieht, und die hier nicht in Betracht kommen, und den oben (S. 573) ausführlich wiedergegebenen Beobachtungen, aus welchen er die Einwanderung von Epidermiszellen in das Corium und deren Beteiligung an dessen Wachstum glaubt schließen zu müssen.

Maurer beschreibt, wie wiederholt oben bemerkt, Fortsätze, welche von den Epidermiszellen in das Corium eindringen. Daß diese aber mit den Zellen des Coriums tatsächlich zusammenhängen, ist auf keiner Abbildung angegeben und im Texte auch nirgends genauer geschildert. Einmal heißt es allerdings: »Die Basalfläche der tiefsten Lage zeigt in das Corium eindringende feinste Fortsätze, und ebenso gehen von den im Corium befindlichen Zellen feinste Plasmafortsätze aus, die sich verhalten wie die Fortsätze der Knochenkörperchen im

Knochengewebe« (95, S. 137). Wie jedoch diese beiderlei Fortsätze, welchen Maurer »die Bedeutung von Intercellularstrukturen« zuschreibt, miteinander sich verbinden, wird weder im Texte genauer beschrieben, noch in den Abbildungen dargestellt. Ja, unmittelbar nach der angeführten Stelle spricht Maurer davon, daß man die »von den basalen Flächen der Oberhautzellen zur Oberfläche des straffen Coriums zahlreich verlaufenden feinen Fäden, welche nur die in die Länge gezogenen Fortsätze dieser Zellen ins Corium darstellen können«, »überall zwischen[1] den eingeschobenen Zellen senkrecht hindurchtreten sieht« (S. 137), was doch eigentlich nicht für eine Beobachtung tatsächlicher Zusammenhänge zu sprechen scheint. Aber selbst, wenn die Verbindungen in der Form, wie sie Maurer annimmt, bestünden, so kann daraus meines Erachtens in keiner Weise geschlossen werden, daß Zellen aus der Epidermis in das Corium einwandern; wenn ein derartiger Schluß überhaupt zulässig wäre, so müßte man gerade so gut das Umgekehrte, nämlich eine Einwanderung von Zellen aus dem Corium in die Epidermis, daraus folgern können. Nun habe ich aber außerdem oben gezeigt, daß das, was Maurer als Zellfortsätze und Zellverbindungen beschreibt, aufsteigende Bindegewebsbündel sind, so daß sie als Beweis für das Einwandern von Epidermiszellen ins Corium überhaupt nicht in Betracht kommen können.

Maurer erwähnt ferner bei der Erörterung des Ursprunges der Zellen des Coriums, insbesondere der in der mittleren Coriumlage enthaltenen Zellen, daß an gewissen Stellen »einzelne Epidermiszellen noch in Verband mit dem Epithel, aber mit dem größten Teil ihres Zellkörpers aus der Epidermis herausgerückt, zwischen ihr und dem Corium liegen«. »Die Bilder, welche man hier erhalte, sprächen mit Sicherheit dafür, daß von der Epidermis sich einzelne Zellen ablösen und ins unterliegende Corium gelangen« (S. 138). Gerade für diesen Punkt wird jedoch auf keine Abbildung verwiesen, und ich kann auch in keiner Figur eine Stelle finden, welche zum Beweise dienen könnte. Ich selbst habe außerdem niemals etwas derartiges gesehen und kann mir auch nicht denken, auf welcherlei Bilder sich diese letzten Angaben Maurers beziehen könnten.

Nach alledem komme ich zu dem Schlusse, daß in den Angaben Maurers keinerlei sicher begründete Tatsachen vorliegen, welche zu der Folgerung berechtigen, daß die Zellen des Coriums auch nur zum Teile von denen der Epidermis herzuleiten seien. Aber auch meine eignen

---

[1] Von mir gesperrt.

Beobachtungen über das Bestehen von Verbindungen zwischen den beiderlei Elementen können einer derartigen Auffassung nicht als Stütze dienen. Denn ich fand stets nur ganz feine Verbindungsfäden zwischen Epithel- und Bindegewebszellen ausgespannt und niemals irgendwelche Vorkommnisse, welche im Sinne einer Einwanderung von Epidermiszellen in das Corium gedeutet werden könnten. Die Erörterung der Frage, ob die Annahme einer solchen notwendig ist, um die bei der Entwicklung des Coriums auftretenden Vorgänge zu erklären, gehört zwar nicht hierher; ich kann indessen nicht unterlassen, nochmals ausdrücklich darauf hinzuweisen, daß mir, nach den mir vorliegenden Beobachtungen, auf die ich anderweitig zurückkommen werde, eine solche Annahme weder notwendig noch berechtigt erscheint.

Zu noch weitergehenden Schlüssen als Maurer hat Krompecher das Bestehen von Zellverbindungen zwischen Epidermis und Corium zu benutzen versucht. Krompecher stellt den Satz auf, »eine absolute Specifizität zwischen den Zellen des Organismus existiere nicht in dem Sinne, daß es möglich wäre, aus der Gestalt der Zellen, bzw. aus der Struktur des Protoplasmas und des Kernes stets mit Sicherheit anzugeben, ob es sich um eine Epithel-, Endothel- oder Bindegewebszelle handelt« (04, S. 130). Von den verschiedenen Beweisen, welche Krompecher für diese Anschauung beizubringen bemüht ist, sind hier nur zwei zu erörtern, während die übrigen, namentlich aus der Pathologie entnommenen Gründe, wie die gesamte Anschauung an dieser Stelle nicht genauer kritisiert werden sollen.

Einen Beweis für die Richtigkeit seiner Meinung erblickt Krompecher darin, daß »im Falle gesteigerter Ernährung sich Epithel, namentlich Basalepithel, selbst im entwickelten Organismus zu Bindegewebe umwandeln könne«. »Sehr überzeugend seien in dieser Beziehung auch die Befunde von Maurer.« »Dieser Autor beobachtete in der Rückenhaut der Kaulquappe zwischen dem Epithel und dem faserigen Bindegewebe eine zellreiche Schicht, deren isolierte Zellen abgelöste Epithelien darstellen; selbe hängen mit dem Oberflächenepithel noch mittels Fortsätzen zusammen, sind aber schon spindelförmig und erinnern an die Zellen des faserigen Bindegewebes« (S. 131 f.).

Nach dem, was ich oben angeführt habe, halte ich die von Maurer angenommene Einwanderung von Epidermiszellen in das Corium für nicht sichergestellt und bin daher auch der Meinung, daß es nicht zulässig ist, die Angaben Maurers als Beweise für die Krompechersche Anschauung anzusehen.

Einen weiteren Beweis erblickt Krompecher darin, daß »bei Embryonen, weiterhin bei niederen Wirbeltieren und bei pathologischen Prozessen, namentlich bei Geschwülsten, mitunter ein ‚Übergangsgewebe‘ zwischen Epithel und Bindegewebe anzutreffen« sei (S. 130). Als einer der angeführten drei Fälle solchen »Übergangsgewebes« sei »auch dasjenige Gewebe aufzufassen, wo die Zellen des Epithels und des Bindegewebes durch Plasmafortsätze miteinander verbunden sind. Daß zwischen den Epithel- und Bindegewebszellen eine derartige Plasmakontinuität auch wirklich vorkommt, gehe namentlich aus der zoologischen Literatur und hier insbesondere aus den Befunden von Leydig, Schuberg, Maurer mit Gewißheit hervor. In dieser Beziehung sei die neuestens (1903) erschienene vorzügliche Arbeit von Schuberg als bahnbrechend zu betrachten«.

Zu meinem Bedauern kann ich nicht zugeben, daß meine Beobachtungen über Verbindungen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen der Haut als Beweis für das Bestehen eines Übergangsgewebes herangezogen werden. Sowohl im I. Teil wie in dem vorliegenden II. Teil meiner Untersuchungen habe ich nachgewiesen, daß feine protoplasmatische Verbindungen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen vorhanden sein können. Aber kein einziger Fall wurde von mir angeführt oder dürfte von andern in meinen Beobachtungen zu finden sein, in welchem über irgend eine Zelle ein Zweifel bestand, ob sie dem Epithel oder dem Bindegewebe angehörte; und nirgends ist mir eine Tatsache aufgestoßen, welche im Sinne einer Einwanderung von Zellen des Epithels in das Bindegewebe oder umgekehrt gedeutet werden könnte. Wo ich Zellverbindungen nachzuweisen imstande war, befand sich unmittelbar unter echtem Epithel ebenso unanfechtbares Bindegewebe, und nichts andres war dazwischen. Von einem Übergangsgewebe kann also durchaus nicht die Rede sein, so wenig als man beim Vorhandensein von Intercellularbrücken zwischen Epithelzellen untereinander davon sprechen wird. Ich bin daher der Meinung, daß auch meine Beobachtungen nicht als Beweis für den Mangel »einer absoluten Specifizität zwischen den Zellen des Organismus«, im Sinne Krompechers, angesehen werden können. Da aber die von ihm angeführten Beobachtungen Leydigs mit meinen eignen gleichartig und zum Teil sogar identisch sind, so kann keiner der aus der zoologischen Literatur entnommenen Fälle den Krompecherschen Anschauungen zur Stütze dienen.

III. Die Verbindungen von Epithel- und Bindegewebszellen in der Haut von Proteus anguinus Laur.

Die bedeutende Größe der Zellen des Grottenolmes sowie der völlige oder fast völlige Mangel des Pigmentes ließen es mir in erster Linie wünschenswert erscheinen, diese Form untersuchen zu können. Es ging ferner schon aus den Untersuchungen Bugnions (73) und aus einigen Schnitten, welche ich selbst von einem alten Spiritusexemplar anfertigte, hervor, daß der Aufbau des Coriums in manchen Punkten mit den Verhältnissen, wie ich sie beim Axolotl kennen gelernt hatte, übereinstimmt, und daß daher ähnliche Verbindungen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen, wie ich sie dort gefunden hatte, auch hier erwartet werden konnten. Eine Bestätigung dieser Erwartung schien mir aber auch aus dem Grunde von Bedeutung, weil es sich bei *Proteus* um eine ausgebildete Tierform handelt, während der Axolotl nur eine Larvenform darstellt.

Die Haut von *Proteus* ist bis jetzt nur wenig untersucht worden. Abgesehen von einer älteren, hier nicht in Betracht kommenden kurzen Bemerkung Leydigs (53, S. 108) liegen nur wenige Darstellungen vor, unter diesen aber eine ziemlich ausführliche und im allgemeinen zutreffende von Bugnion (73, S. 307). Ganz richtig beschreibt Bugnion die Zusammensetzung des Coriums aus drei Lagen: »Le derme se compose de trois couches: 1⁰ une couche compacte supérieure qui limite à l'épiderme et qui est presque entièrement formée de fibres horizontales; 2⁰ une couche lâche intermédiaire et 3⁰ une couche compacte inférieure. La couche compacte supérieure est interrompue à intervalles assez réguliers par les faisceaux verticaux qui montent des régions profondes; c'est au-dessous d'elle que se dépose le pigment noir chez les individus gardés en captivité et mal protégés de l'action de la lumière. La couche lâche a une trame de fibres verticales et obliques qui relient l'une à l'autre les deux zônes compactes et qui laissent entre elles de grandes lacunes occupées par un tissu gélatineux. Ces lacunes renferment souvent une agglomération considérable de corpuscules du tissu conjonctif; sur les coupes fraiches, on y découvre une quantité de fibrilles ondulées et de cellules pâles qui s'unissent les unes aux autres par des filaments tres délicats, en formant un réseau d'une élégance ravissante. C'est dans la couche lâche que sont logées les glandes cutanées et qui cheminent la plupart des vaisseaux et des nerfs de la peau. Son épaisseur varie beaucoup; dans certaines régions du corps elle disparaît presque entièrement, les deux couches compactes s'appliquent presque l'une sur l'autre et ne s'écartent plus que pour laisser un étroit espace aux glandes cutanées.

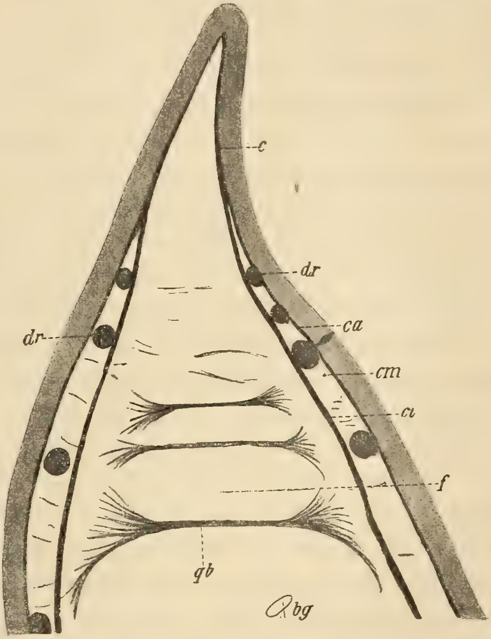
La couche compacte inférieure est formée en majeure partie de fibres horizontales, mais elles ont une disposition moins régulière. En dessous vient le tissu adipeux souvent plus épais que le derme et l'épiderme à la fois.«

Außer dieser Darstellung Bugnions hat die Haut, speziell das Corium von *Proteus*, nur wenig Beachtung mehr gefunden. Leydig erwähnte noch, daß die Zeichnung des Hautschnittes, welche Bugnion veröffentlichte, gut mit seinen Angaben übereinstimme (76, S. 289), und Kohl gab an, daß in der das Auge bedeckenden Schicht die Cutis »in ihrem distalen Drittel eine etwas lockere, welligere, in ihrem proximalen eine sehr feste, straffe Anordnung besitze; die sie bildenden Faserzüge seien besonders gegen die Grenze hin ungemein fein und führten nur wenige ganz kleine und schmale Kerne« (92, S. 77).

Das Corium von *Proteus* (Fig. 23 u. 20) besteht wie das des Axolotls aus drei Lagen, welche ich, wie dort, als innere (c_i), mittlere (c_m) und äußere (c_a) Lage des Coriums bezeichnen werde. Auch darin stimmt das Corium des Olmes mit jenem überein, daß die äußere und innere Lage an gewissen Stellen des Körpers, vor allem an der Kante der Schwanzflosse, sich vereinigen. Wie beim Axolotl und den andern untersuchten Amphibienlarven läßt sich das Verhältnis der drei Lagen im allgemeinen durch die Feststellung kennzeichnen, daß die Zusammensetzung aus drei Lagen so weit reicht, als die großen Hautdrüsen entwickelt sind oder in früheren Stadien der Anlage vorkommen. Naturgemäß finden sich — entsprechend dem nicht-larvalen Zustande des Olmes — die großen Hautdrüsen am Schwanze in bei weitem größerer Ausdehnung, als es beim Axolotl der Fall ist, völlig ausgebildet vor, so daß die mittlere Coriumlage am größten Teile des Schwanzes auch an den Seiten nicht fehlt. Vor allem aber unterscheidet sich das Corium des *Proteus* von dem des Axolotls durch den Bau der äußeren Lage. Bevor ich jedoch auf diese, die uns hier in erster Linie interessiert, genauer eingehe, möchte ich die andern Lagen der Haut mit einigen Worten noch kurz charakterisieren.

Das Unterhautbindegewebe (*sc*) ist bei *Proteus* außerordentlich reich an Fettzellen (Fig. 20 *f*), die namentlich in den Flossensäumen sehr massenhaft vorkommen und deren centrale Partie fast vollständig erfüllen, so daß nur einzelne, den Flossensaum in querer Richtung durchspannende Bindegewebsbalken zwischen ihnen bestehen bleiben (s. Textfig.). Elastische Fasern sind im Unterhautbindegewebe, besonders an der Grenze gegen die innere Coriumlage und auch in den queren Bindegewebsbalken der Schwanzflosse, reichlich vorhanden; sie scheinen zum Teil etwas kräftiger entwickelt als beim Axolotl.

Die innere Coriumlage (Fig. 23, 20 c_i) stimmt im großen und ganzen mit jener des Axolotls überein, so daß ich an dieser Stelle auf den ersten Teil dieser »Untersuchungen« verweisen kann.



Querschnitt durch den dorsalen Flossensaum des Schwanzes von *Proteus anguinus*. *c*, einheitliches Corium; *ca*, äußere, *ci*, innere, *cm*, mittlere Lage des Coriums; *dr*, Hautdrüsen; *f*, Fettzellen; *qb*, quere Bindegewebsballen. Vergr. 15.

Für die mittlere Coriumlage (c_m) gilt im wesentlichen das gleiche; nur sind die aufsteigenden Bindegewebsbündel (*a*) stellenweise dichter als beim Axolotl und durchsetzen sie meistens in gleichmäßiger Dicke; sie geben verhältnismäßig weniger häufig seitliche Äste ab und treten oft in fast unveränderter Dicke in die äußere Coriumlage ein (Fig. 20 *a*, in der Figur links). »Säulenartige Züge« unter den großen Hautdrüsen werden beim *Proteus* mitunter, aber nicht immer gebildet. Oft durchsetzen die Drüsen die ganze Dicke der mittleren Coriumlage, so daß sie der Innenlage direkt aufliegen (Fig. 20 *dr*, rechts), oder die Bindegewebsbündel biegen seitwärts um die Drüsen aus. Die elastischen Fasern durchsetzen die Mittellage vor allem von innen nach außen, verlaufen jedoch auch in andern Richtungen und sind wohl etwas kräftiger als beim Axolotl. Von Interesse dürfte sein, daß, besonders hier in der Mittellage, die elastischen Fasern oft Ausläufern der Bindegewebszellen dicht anliegen und wie besonders modifizierte Ausläufer erscheinen (Fig. 24). Zwischen Bindegewebsbündeln, elastischen Fasern und dem wohl entwickelten Netz der vielfach verzweigten Bindegewebszellen findet sich eine beträchtliche Masse gallertiger Grundsubstanz.

Wesentlich anders als beim Axolotl verhält sich jedoch die äußere Lage des Coriums. Während sie dort als eine ziemlich dünne Membran erscheint, welche das Aussehen einer »Basalmembran« besitzt und auch mehrfach als solche beschrieben wurde, ist sie beim Grottenolm ganz erheblich dicker und zeigt, ähnlich wie bei *Ichthyophis*, im wesentlichen den gleichen Bau wie die Innenlage. Zwar konnte ich auch beim Axolotl nachweisen, daß die Außenlage aus einander überkreuzenden Bindegewebsbündeln besteht (03, S. 225), doch sind diese außerordentlich fein und nur auf Flächenschnitten bei sehr intensiver Färbung und starker Vergrößerung einigermaßen deutlich (03, Taf. X Fig. 11). Auch konnte vermutet werden, daß die aufsteigenden Bündel der mittleren Coriumlage in die äußere Lage umbiegen und in ihr endigen (03, S. 222). Zellen oder Zellenausläufer aber waren, mit Ausnahme der senkrecht hindurchtretenden Verbindungen mit den Epidermiszellen (03, S. 247), in der äußeren Coriumlage nicht nachweisbar.

Bei *Proteus* dagegen wird die Außenlage des Coriums durch eine ganze Anzahl von Schichten gebildet (Fig. 23 c_a), deren Bindegewebsbündel in der gleichen Weise in miteinander alternierenden Richtungen verlaufen wie in der Innenlage und im wesentlichen die gleiche Stärke wie in dieser besitzen (Fig. 20, 26 c_a). Die aufsteigenden Bündel der Mittellage (*a*) treten zum großen Teil in unverminderter Dicke in die Außenlage ein; in ihr strahlen sie, unmittelbar unter der Epidermis, pinselförmig auseinander und biegen in bogenförmige, der Epidermis sich anschmiegende Züge um, insbesondere an den Stellen, wo die Epidermis sich mit zapfenförmigen Fortsätzen in das Corium einsenkt (Fig. 26). Wie ich schon früher ausführte (03, S. 224), ist diese Gestaltung der Außenlage von *Proteus* mit ein Beweis dafür, daß auch die dünne Außenlage des Axolotls eine besondere Lage des Coriums und keine Basalmembran darstellt.

Mit der größeren Dicke der Außenlage von *Proteus* hängt es wohl zweifellos zusammen, daß hier zahlreiche Blutkapillaren in sie eintreten (Fig. 20 *bg*), welche fast bis unmittelbar unter die Epidermis herantreten können.

Von ganz besonderem Interesse aber für die vorliegenden Untersuchungen ist die Tatsache, daß bei *Proteus* auch elastische Fasern in die äußere Coriumlage eintreten. Denn durch diese Erscheinung wird die Lösung der Frage nach dem Bestehen von Protoplasmaverbindungen zwischen den Epidermis- und den Bindegewebszellen etwas komplizierter, um so mehr, als sich nicht unbeträchtliche technische Schwierigkeiten herausstellten.

Zur Untersuchung auf elastische Fasern benutzte ich nicht nur, wie früher beim Axolotl, die UNNAsche saure Orceinlösung, sondern auch die WEIGERTsche Resorcin-Fuchsin-Methode[1], sowohl an Sublimatmaterial, wie an solchem, das mit HERMANNscher Flüssigkeit konserviert worden war. Auch die ältere UNNAsche Methode mit Dahlia[2], nach Fixierung mit HERMANNscher Flüssigkeit, brachte ich zur Anwendung. Ich hatte diese Methode früher übersehen; da sie den gleichen Farbstoff enthält, welcher mir in andrer Lösung ermöglichte, die feinsten Ausläufer der Bindegewebszellen zu färben, so war ihre Prüfung, wie schon oben bemerkt, von besonderem Interesse.

Die Anwendung dieser Methoden für sich allein, oder mit einer Färbung der Kerne durch Hämatoxylin kombiniert, ergab für die innere und mittlere Coriumlage die schon oben erwähnten Resultate, d. h. eine im wesentlichen ähnliche Verbreitung der elastischen Elemente wie beim Axolotl. In vielen Fällen ist nun schon bei ihrer Anwendung deutlich zu erkennen, daß die aus der Mittellage aufsteigenden elastischen Fasern auch in die Außenlage eintreten und in ihr auch parallel zur Hautoberfläche verlaufen können. Indessen war die Endigung gegen die Epidermis zumeist nicht deutlich genug. Schnitte dagegen, welche mit meiner Dahliamethode gefärbt waren, zeigten öfter nicht nur die Zellenausläufer, sondern auch die elastischen Fasern scharf gefärbt. Besonders an Präparaten, welche nach schwacher Eosinbeize mit Dahlia gefärbt waren, treten in der Regel beiderlei Elemente schön und klar hervor. Nun erlaubt ja wohl allerdings ihr im allgemeinen verschiedenartiges Aussehen, besonders bei relativ größeren Teilen von Zellen oder Fasern, eine zuverlässige Unterscheidung; bei den feinsten Fädchen aber, welche an die Epidermis herantreten, wird die Unterscheidung, wenn auch für den Kundigen nicht unmöglich, immerhin so schwierig, daß es wünschenswert erschien, das eine oder das andre Element — Zellenausläufer oder elastische Fasern — möglichst scharf für sich allein darstellen zu können. Es zeigte sich nun, daß mit Methylgrün, ebenso wie mitunter mit Dahlia ohne vorherige Eosinbeize, die elastischen Fasern sich schwächer färben, als die Zellenausläufer; und das gleiche war der Fall bei Färbung mit

---

[1] Beide Farblösungen werden von Dr. G. GRÜBLER u. Co. in Leipzig als Lösung bezogen.

[2] Dahlia 0,2, Aq. dest., Spirit. (95%) aa. 10,0. M. Solve, adde Ac. nitric. 2,0, Aq. dest. 18,0, Spir. vin. (95%) 10,0.

Methylviolett 6 B. In beiden Fällen waren die elastischen Fasern zwar in der Innen- und Mittellage des Coriums zu erkennen, wurden aber gegen die Außenlage hin so viel blässer, daß eine Verwechslung mit den sehr dunkelgefärbten Zellausläufern kaum mehr in Frage kommen konnte. Anderseits gelang es, die elastischen Fasern für sich allein, ohne Färbung der Bindegewebszellen, noch schärfer gefärbt zu erhalten, als es mit den oben erwähnten Methoden möglich war. Zunächst wird die Orceinfärbung schon wesentlich besser, wenn man (nach Unna) die Farblösung während des Färbeprozesses auf etwa 40° erwärmt; noch bessere Ergebnisse werden jedoch erzielt, wenn in dieser Weise vorbehandelte Schnitte (Sublimatmaterial) mit Toluidinblau nachgefärbt wurden. Hierdurch erhalten die elastischen Fasern eine ziemlich dunkle braun-violette Färbung und heben sich auf dem ziemlich hell bleibenden Grunde der Bindegewebsbündel und Grundsubstanz außerordentlich scharf ab (Fig. 26). An solchen Präparaten sieht man nicht nur, wie schon oben erwähnt wurde, daß die elastischen Fasern in der Außenanlage sowohl parallel (bei *I*) wie senkrecht zur Oberfläche verlaufen, sondern kann sie auch bis zu den hellblau gefärbten Epidermiszellen hin verfolgen. Die senkrecht aufsteigenden Fasern durchsetzen die Schichten der Bindegewebsbündel teils für sich allein (bei *II*), teils aber — und das ist häufiger der Fall — begleiten sie die aufsteigenden Bindegewebsbündel (bei *III*). Nicht selten verzweigen sie sich unter sehr spitzen Winkeln. Den aufsteigenden Bindegewebsbündeln scheinen sie stets oberflächlich anzuliegen, wobei sie diese (*a*) spiralig umziehen können (Fig. 26 unten bei *IV*).

Die Unterseite der Epidermis nun, an welche sie jedenfalls dicht herantreten, zeigt bei *Proteus* eine unregelmäßige zackige Begrenzung, eine ähnliche arkadenartige Struktur, wie ich sie vom Flossensaum des Axolotls beschrieben habe (03, S. 258). Indessen findet sich diese Struktur bei *Proteus* nicht nur an den Flossensäumen, sondern auch sonst, z. B. am ganzen Rumpf, deutlich ausgeprägt; und die basalen Fortsätze der Epidermiszellen, durch welche sie zustande kommt, sind noch bedeutend stärker entwickelt, als ich es vom Axolotl beschrieben habe, am stärksten allerdings auch hier wieder am Flossensaum. Bei *Proteus* senkt sich die Epidermis sogar nicht selten zapfenartig in das Corium ein (Fig. 20, 25, 26 *za*). Diese tief eindringenden Zapfen bestehen in der Regel aus dicht zusammengelagerten Fortsätzen mehrerer benachbarter Epidermiszellen; doch kann, wie beim Axolotl, eine einzelne Zelle auch mehrere, dreieckig ins Corium vorspringende Fortsätze besitzen. Die gewöhnlichen, nicht zu Leydigschen Zellen (*lz*) umgewandelten Elemente nehmen auch hier allein an der Begrenzung der Epidermis gegen das Corium teil. Besonders stark ausgebildet sind in diesen basalen Epidermiszellen eigentümliche Einlagerungen, welche bei gewissen Konservierungs- und Färbemethoden mit außerordentlicher Klarheit hervortreten (Fig. 24, 25, 26 *es*). Sie erfüllen die basale Hälfte der Zellen fast vollständig, umfassen becherförmig den nach außen von ihnen liegenden Kern (Fig. 25) und sind gegen das Corium zu meistens in mehrere zugespitzte Fortsätze geteilt, welche sich fast bis in die äußersten Spitzen der in das Corium sich einsenkenden Fortsätze der Zellen selbst erstrecken können. Es scheint mir sicher, daß sie den zuerst von Eberth (66, S. 499) bei den Larven von *Bombinator igneus* aufgefundenen Strängen und »Spindeln« entsprechen, welche dann Leydig auch bei Larven von *Pelobates fuscus* und *Hyla arborea* wiederfand (79, S. 132), während sie Pfitzner, nach Beobachtungen an Froschlarven (82, S. 726), irrtümlicherweise als Nervenendigungen in Anspruch nahm[1]. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß diese Gebilde, welche ich als »Eberthsche Stränge« zu bezeichnen vorschlage, eine Art Stützelemente für das weiche Protoplasma der basalen Epidermiszellen darstellen. Da sie gerade bei manchen der Methoden, welche ich zur Untersuchung der elastischen Fasern benutzte, sehr deutlich sind, durften sie hier nicht übergangen werden.

Die elastischen Fasern nun, welche die Außenlage des Coriums senkrecht durchsetzen, treten besonders häufig an die eben geschilderten, tiefer in das Corium hineinragenden Fortsätze und Zapfen heran (Fig. 25 u. 26 *za*). Auch beim Axolotl (Schwanzflosse) habe ich schon beobachtet, daß an größere dreieckige Fortsätze der Epidermiszellen, deren Spitze durch eine kleine bogige Linie wie abgebrochen erscheint, ein senkrecht aufsteigendes Bindegewebsbündel herantritt (03, S. 259, Fig. 40 u. 41 bei *I*). Ein ganz ähnliches Verhalten zeigen manche Epidermiszellen und Bindegewebsbündel bei *Proteus* (Fig. 26 *a*); nur erscheint hier mitunter die Epidermiszelle an dem bogig abgeschnittenen Fortsatze noch etwas gezackt, und vor allem ist oft deutlich, daß das Bindegewebsbündel um den Zellenfortsatz herum pinselförmig ausstrahlt und in die unter der Epidermis hinziehenden Bündel umbiegt. Die elastischen Fasern (*ef*), welche, wie oben erwähnt, die aufsteigenden Bündel häufig begleiten, zeigen nun genau das gleiche Verhalten; sie biegen ebenfalls um die Epidermisfortsätze herum und endigen dann anscheinend neben ihnen, zwischen den Bindegewebsbündeln. Bei manchen Fasern wenigstens ist dies zweifellos festzustellen, wie in Fig. 26 die beiden äußersten, das aufsteigende Bindegewebsbündel (*a*) begleitenden Fasern deutlich zeigen. Größere Schwierigkeiten bereitet es dagegen, die Endigungsweise andrer Fasern zu beurteilen, und ich muß gestehen, daß ich hier vorläufig zu keinem ganz entscheidenden Resultat gekommen bin. Mitunter nämlich sieht man, daß einzelne Fasern anscheinend bis an die Epidermiszellen herantreten, wie es z. B. in der gleichen Figur bei den drei mittleren von den fünf, zur Epidermis hinziehenden Fasern der Fall ist (Äste der mit *III* und *IV* bezeichneten Fasern). Wie ich schon oben erwähnte, scheint es mir, daß diese Fasern dem Bindegewebsbündel äußerlich anliegen und nicht in seinem Inneren verlaufen. Aus diesem Grunde ist es nicht nur möglich, sondern, nach meiner Meinung auch wahrscheinlich, daß sie zwar sehr dicht an die Epidermis herantreten, daß sie aber nicht, wie es fast den Anschein erweckt, mit den Epidermiszellen in kontinuierlicher Verbindung stehen, sondern in ähnlicher Weise um den in Wirklichkeit abgestutzt-kegelförmigen Epidermisfortsatz herumbiegen, wie die beiden äußersten Fasern und nur dadurch den Anschein einer Verbindung mit der Epidermis hervorrufen, daß sie gerade an der Grenze der Epidermis abgeschnitten werden. Dafür sprechen auch jene Fälle, wo ein aufsteigendes Bündel tangential getroffen ist (Fig. 26 bei *V*) und die aufsteigenden elastischen Fasern den ebenfalls tangential getroffenen Zellfortsatz zwar sehr nahe, aber jedenfalls nur äußerlich umfassen. Immerhin vermag ich, nach den mir bis jetzt vorliegenden Präparaten und bei den großen Schwierigkeiten einer sicheren Entscheidung, die Möglichkeit nicht völlig auszuschließen, daß einzelne Zweige der elastischen Fasern an die Epidermiszellen unmittelbar herantreten oder sich gar kontinuierlich mit ihnen verbinden. Eine derartige Verbindung wäre theoretisch jedenfalls von großem Interesse und vielleicht besonders für die Frage nach der Entstehung der elastischen Fasern nicht unwichtig. Ausdrücklich betonen möchte ich, daß die Eberthschen Stränge der Epidermiszellen die Grenze des Coriums nicht erreichen, und daß daher eine Verbindung der elastischen Fasern mit diesen Elementen ausgeschlossen ist.

---

[1] Ich werde auf diese Bildungen an anderm Orte genauer eingehen. Auch beim Axolotl sind sie vorhanden, wie anscheinend bei den meisten Amphibienlarven. Ich kenne sie ferner auch aus der Haut von Fischen.

Aber selbst wenn einzelne elastische Fasern mit den Epidermiszellen in ununterbrochenem Zusammenhange stehen sollten, so ist doch keine Frage, daß außerdem zahlreiche Verbindungen protoplasmatischer Natur zwischen den Zellen der Epidermis und den Bindegewebszellen der äußeren Coriumlage bestehen, wie die Dahliapräparate deutlich zeigen. Ein Vergleich solcher Präparate (Fig. 20, 21, 25) mit denen, in welchen die elastischen Fasern für sich allein gefärbt wurden (Fig. 26), zeigt sofort, daß außer diesen, soweit sie durch die Färbung ebenfalls deutlich gemacht wurden, eine sehr große Anzahl von Zellenausläufern und zum Teil auch ganzen Zellen in der äußeren Coriumlage vorhanden sind.

Die Verteilung und Anordnung der Zellen in dieser Lage entspricht, wie nicht anders zu erwarten, der Anordnung der Bindegewebsbündel und erinnert an die Verhältnisse des einheitlichen Coriums der Schwanzflosse beim Axolotl. Indessen ist die Außenlage von *Proteus* dicker als die eben erwähnte Partie der Axolotl-Haut, und die Zahl der Schichten ist eine erheblich größere. Ganze Zellen finden sich vielfach eingelagert (Fig. 20, 21 *bz*); ihre Hauptmasse erstreckt sich, entsprechend der Schichtung der Bindegewebsbündel, parallel zur Hautoberfläche, und auch die Mehrzahl ihrer Fortsätze verläuft in der gleichen Richtung. Manche Zellen liegen auch teilweise im Unterhautbindegewebe (Fig. 21 *bz*, rechts). Von innen nach außen entsenden beiderlei Zellen Fortsätze, welche eine verhältnismäßig bedeutende Stärke besitzen können (Fig. 21, 25) und plattenförmige, im Schnitt natürlich als meist dünnere Bänder erscheinende Lamellen miteinander verbinden. Die Gesamtheit der Bindegewebszellen und ihrer Ausläufer bildet auch hier, wie in allem regelmäßig geschichteten Bindegewebe, ein Maschenwerk mit annähernd rechteckigen Maschen, dessen Regelmäßigkeit jedoch durch die besondere Gestaltung der Innenseite der Epidermis beeinflusst wird. Von diesem Maschenwerke, das vielfach auch aus sehr feinen Zweigen gebildet wird, gehen nun, geradeso wie beim Axolotl, zahlreiche Ästchen ab, welche mit den fein zugespitzten basalen Fortsätzen der Epidermiszellen in ununterbrochenem Zusammenhang stehen und als echte Zellverbindungen betrachtet werden müssen. Der Vergleich eines Dahliapräparates (Fig. 21, 25) mit einem Schnitte, in welchem die elastischen Fasern für sich allein gefärbt sind, zeigt ohne weiteres, daß die Zellverbindungen mit den elastischen Fasern im allgemeinen nicht zu verwechseln sind. Sie sind bedeutend zahlreicher als die letzteren und auch durch ihren charakteristischen Ursprung an den Zellen oder Zellenausläufern, an denen sie mit kleinen, von den Zellen weg sich zuspitzenden Protoplasmaansammlungen entspringen, leicht zu erkennen. Wo man derartig von den Zellen abgehende Fädchen direkt bis zu den Fortsätzen der Epidermiszellen verfolgen kann — und das ist sehr häufig der Fall —, da besteht über ihre Natur kein Zweifel, und eine Verwechslung mit elastischen Fasern ist ausgeschlossen. Zwar sind die feinen Verbindungen ebenso wie diese in der Regel gerade gestreckt und zeigen auch keinerlei Körnelung oder Struktur. Die elastischen Fasern dagegen sind meist sehr deutlich scharf parallelrandig, lassen sich häufig nach innen zu mit aller Bestimmtheit in die dickeren, unzweifelhaft ihrer Natur nach erkennbaren Teile verfolgen und sind in der genau gleichen Verteilung aufzufinden, wie in den Präparaten, in welchen sie für sich allein gefärbt sind. So ist es denn in weitaus den meisten Fällen mit Sicherheit möglich, elastische Fasern von Zellverbindungen zu unterscheiden und nur an solchen Stellen, wo Fasern unmittelbar an der Epidermis abgeschnitten erscheinen oder sich wirklich mit ihr vereinigen (falls dies zutreffen sollte), kann man zuerst im Zweifel sein, mit welchem von beiden Elementen man es in Wirklichkeit zu tun hat. Wenn also auch die Frage nach dem Bestehen von Verbindungen zwischen den Zellen des Epidermisepithels und den fixen Bindegewebszellen des Coriums bei *Proteus* durch die elastischen Fasern kompliziert und erschwert wird, so muß sie doch jedenfalls bejaht werden. Im übrigen stimmen die Verhältnisse in so vielen Einzelheiten mit denen vom Axolotl überein, daß in allgemeiner Hinsicht auf das früher Gesagte (03) verwiesen werden kann. Einige Punkte bedürfen jedoch noch besonderer Erwähnung.

Zunächst das Verhalten der Zellverbindungen bei *Proteus* gegen die Kante des Flossensaumes hin. Wie beim Axolotl nimmt auch hier die Dicke des Coriums, das zu einer einheitlichen Lage geworden ist, allmählich ab. Gleichmäßig hiermit werden die elastischen Fasern schwächer, um gegen die Kante zu schließlich völlig zu verschwinden. Unmittelbar an der Kante verhält sich das Corium geradeso wie beim Axolotl, schließt keinerlei Zellen und parallel zur Oberfläche der Haut verlaufende Zellenausläufer mehr ein, sondern ist nur noch von zahlreichen Zellverbindungen senkrecht durchsetzt (vgl. 03, Fig. 37), und ist frei von elastischen Fasern. Dagegen sind letztere, auch unmittelbar unter der Flossenkante, in ansehnlicher Masse in dem Bindegewebe der Schwanzgallerte vorhanden. An dieser Stelle ist daher eine Verwechslung von Zellverbindungen mit diesen Elementen stets leicht auszuschließen.

Ferner ist zu bemerken, daß bei *Proteus* die echten Pigmentzellen wie die Pigmentzellen mit farblosen Granula an den meisten Stellen des Coriums völlig fehlen. An andern Partien der Haut findet man jedoch Pigment entwickelt, wie das ja bei Olmen, welche nicht in vollständiger Dunkelheit gehalten werden, vorkommt (vgl. Bugnion, 73, S. 307). Dieses Pigment ist, entgegen der Angabe Bugnions, daß es nach innen von der Außenlage des Coriums liege, durch das ganze

Corium und sogar noch im Unterhautbindegewebe verteilt; am dicksten allerdings ist es unter und in der äußeren Coriumlage. Ob es nur in besonderen echten beweglichen Pigmentzellen vorkommt, oder ob es in die fixen Bindegewebszellen eingelagert ist, vermochte ich bis jetzt nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Mitunter hatte es den Anschein, als ob das letztere der Fall wäre; anderseits fand ich aber auch hier wieder, wie beim Axolotl, Stellen, wo pigmentfreie Bindegewebszellenausläufer von besonderen Pigmentkörnchenreihen begleitet waren, was entschieden für das Vorhandensein besonderer beweglicher Pigmentzellen spricht (vgl. 03, S. 267 ff.). Da diese Frage, streng genommen, außerhalb meines eigentlichen Themas liegt, habe ich darauf verzichtet, sie auch für *Proteus* endgültig zu entscheiden. Sollte sich jedoch bewahrheiten, daß das Pigment auch in den echten Bindegewebszellen abgelagert sein kann, so würde dies mit meinen Beobachtungen am Axolotl nicht in Widerspruch stehen. Denn wenn dort auch die Hauptmasse des Pigments in den beweglichen echten Pigmentzellen, welche auch in die Epidermis eindringen können, enthalten ist, so fand ich doch nicht selten, ja sogar mit einer gewissen Regelmäßigkeit, kleine Pigmenthäufchen auch in fixen Bindegewebszellen (vgl. 03, S. 244), was jedenfalls zeigt, daß letztere Zellen auch beim Axolotl Pigment — allerdings in geringerer Menge — einschließen können. In den Verbindungen mit den Epidermiszellen habe ich niemals Pigment angetroffen.

Während beim Axolotl und den Amphibienlarven die Zellverbindungen zwischen Epidermis und Corium überall da fehlen, wo die Außenlage des Coriums eine gewisse Dicke noch nicht erreicht hat — also bei Larven mit in drei Lagen differenziertem Corium fast am ganzen Rumpf —, sind sie bei *Proteus*, im Zusammenhang mit der kräftigen Entwicklung der mehrschichtigen Außenlage, und da die Verhältnisse am einheitlichen Corium der Flossensäume denen vom Axolotl gleichen, über die ganze Haut verbreitet.

Schließlich aber ist bemerkenswert, daß die Zellverbindungen bei *Proteus*, trotz der bedeutend erheblicheren Größe der einzelnen Zellen, im allgemeinen gerade so fein, jedenfalls nicht wesentlich stärker, als beim Axolotl sind. Für die Beurteilung der Natur der Verbindungen ist dieser Punkt vielleicht nicht bedeutungslos. Ich habe schon bei den Untersuchungen am Axolotl den Eindruck gewonnen, daß die feinsten Verbindungen — und die meisten sind sehr fein — strukturlose Fäden sind, d. h. Fäden von Protoplasma, welche anscheinend keine Waben mehr enthalten und nur aus Spongioplasma bestehen. Die Erscheinung, daß die Verbindungen bei *Proteus*, trotz der bedeutenderen Zellengröße, nicht dicker sind als beim Axolotl, dürfte möglicherweise durch eine solche Auffassung der Verbindungsfädchen eine Erklärung finden und umgekehrt eine Stütze für die Berechtigung dieser Auffassung abgeben können.

Heidelberg, den 20. Dezember 1906.

Literaturverzeichnis.

1897. H. Bettendorf, Über Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. X.
1873. E. Bugnion, Recherches sur les organes sensitifs, qui se trouvent dans l'épiderme du protée et de l'axolotl. In: Bull. Soc. vaudoise Sc. nat. No. 70.
1885. J. Carrière, Die postembryonale Entwicklung der Epidermis des Siredon pisciformis. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV.
1866. C. J. Eberth, Zur Entwicklung der Gewebe im Schwanze der Froschlarven. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. II.
1903. P. Ehrlich, R. Krause, M. Mosse, H. Rosin, C. Weigert, Enzyklopädie der mikroskopischen Technik. Berlin und Wien.
1898. C. Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I. Leipzig.
1894. H. Klaatsch, Über die Herkunft der Scleroblasten. Ein Beitrag zur Lehre von der Osteogenese. In: Morphol. Jahrb. Bd. XXI.
1892. C. Kohl, Rudimentäre Wirbeltieraugen. In: Bibliotheca zoolog. Heft 14.
1905. E. Krompecher, Über Verbindungen, Übergänge und Umwandlungen zwischen Epithel, Endothel und Bindegewebe bei Embryonen, niederen Wirbeltieren und Geschwülsten. In: Beitr. zur patholog. Anat. Bd. XXXVII.
1853. F. Leydig, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin.
1876. — Die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. In: Morphol. Jahrb. Bd. II.
1879. — Neue Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. In: Festschr. zur Feier des 100-jährigen Bestehens d. Naturforsch. Gesellsch. Halle a. S.
1885. — Zelle und Gewebe. Bonn.
1892. F. Maurer, Die Entwicklung des Bindegewebes bei Siredon pisciformis und die Herkunft des Bindegewebes im Muskel. In: Morphol. Jahrb. Bd. XVIII.
1895. — Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig.
1882. W. Pfitzner, Nervenendigungen im Epithel. In: Morphol. Jahrb. Bd. VII.
1901. S. Prowazek, Zur Regeneration des Schwanzes der urodelen Amphibien. In: Arbeit. Zool. Inst. Wien. Bd. XIII.

1889. C. Rabl, Über die Prinzipien der Histologie. In: Verhandl. Anat. Ges. 3. Vers. Berlin 1889.
1906. Fr. Reinke, Über die Beziehungen der Wanderzellen zu den Zellbrücken, Zelllücken und Trophospongien. In: Anat. Anz. Bd. XXVIII.
1887. P. u. F. Sarasin, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. 2. Bd. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus L. Wiesbaden.
1893. A. Schuberg, Beiträge zur Kenntnis der Amphibienhaut. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. VI.
1903. — Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Teil. In: Diese Zeitschrift. Bd. LXXIV.
1905. O. Schultze, Beiträge zur Histogenese des Nervensystems. I. Über die multicelluläre Entstehung der peripheren sensiblen Nervenfaser und das Vorhandensein eines allgemeinen Endnetzes sensibler Neuroblasten bei Amphibienlarven. In: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. LXVI.
1877. A. v. Török, Über formative Differenzierungen in den Embryonalzellen von Siredon pisciformis. Ein Beitrag zur Histogenese des Tierorganismus. Ebenda Bd. XIII.
1904. K. Weigert, Eine kleine Verbesserung der Hämatoxylin-van Gieson-Methode. In: Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd XXI.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren wurden unter Benutzung eines Zeissschen Mikroskops mit dem Abbeschen Zeichenapparat auf Objekttischhöhe entworfen.

Die Angaben über die Schnittrichtung sind stets in Beziehung auf das ganze Tier zu verstehen.

Die hinter jeder Figur in Klammer stehenden Seitenzahlen beziehen sich auf die Stellen des Textes, an denen die betr. Figuren angeführt sind.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

a, aufsteigende Bindegewebsbündel;
bb, Bindegewebsbündel;
bg, Blutgefäß;
bz, Bindegewebszellen:
c, Corium;
c_a, äußere Coriumlage;
c_i, innere Coriumlage;
c_m, mittlere Coriumlage;
ce, Coriumepithel;
ddr, dorsale Hautdrüsen;
dk, Dotterkörnchen;
dr, Hautdrüsen;
ef, elastische Fasern;
ep, Epidermis;
es, Eberthsche Stränge (vgl. S. 593);
f, Fettzellen;
l, Leucocyten;
lz, Leydigsche Zellen;
p, Pigment;
pe, Eipigmentzellen;
sc, subcutanes Bindegewebe;
za, zapfenartige Einsenkungen der Epidermis (bei *Proteus*).

Tafel XXVII.

Fig. 1—7. *Siredon pisciformis.*

Fig. 1 (S. 559—562). Larve von 10,5 mm Länge. Querschnitt von der Dorsalseite des Kopfes. Erste Anlage des Coriums (*c*) und »Coriumepithel« (*ce*). Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Fig. 2 (S. 563—565, 575, 581). Larve von 50 mm Länge. Querschnitt durch die Haut der Seite von der Mitte des Rumpfes. Das noch nicht in drei Lagen getrennte Corium (*c*) enthält zahlreiche Ausläufer von Bindegewebszellen und Zellverbindungen mit den Epidermiszellen, aber noch keine ganzen Zellen. Technik wie bei Fig. 1. — Oc. 2. Obj. E. Zeichenapparat. Vergr. 340.

Fig. 3 (S. 564—566, 575). Wie Fig. 2, stärker vergrößert. Technik u. Vergr. wie bei Fig. 1. Vergr. 1000.

Fig. 4 (S. 564—565, 575, 581). Wie Fig. 3. Im Coriumepithel (*ce*) nesterweise zusammenliegende Zellen. Technik u. Vergr. wie bei Fig. 1. Vergr. 1000.

Fig. 5 (S. 564—565, 575, 581). Wie Fig. 3. Technik u. Vergr. wie bei Fig. 1. Vergr. 1000.

Fig. 6 (S. 565—566, 575, 581—582). Larve von 56 mm Länge (Albino). Querschnitt durch die Haut der Seite von der Mitte des Rumpfes, in der Höhe der Chorda. Erste Andeutung der Trennung des Coriums (*c*) in drei Lagen. Technik wie bei Fig. 1. — Oc. 2. Obj. D. Zeichenapparat. Vergr. 220.

Fig. 7 (S. 566, 575). Larve von 56 mm Länge (Albino). Querschnitt durch die Haut der Seite von der Mitte des Rumpfes; mehr ventralwärts als Fig. 6. Zellverbindungen noch vorhanden. Technik und Vergr. wie bei Fig. 1. Vergr. 1000.

Tafel XXVIII.

Fig. 8—9. *Siredon pisciformis.*

Fig. 8 (S. 565—566, 570, 581—582). Larve von 56 mm Länge (Albino). Wie Fig. 6; stärker vergrößert. Zellverbindungen nicht vorhanden. Technik und Vergr. wie bei Fig. 1. Vergr. 1000.

Fig. 9 (S. 566, 570, 580). Larve von 56 mm Länge (Albino). Querschnitt durch die Haut vom Schwanz, am Flossensaum. Direkt aufsteigende Zellverbindungen sehr zahlreich. Technik und Vergr. wie bei Fig. 1. Vergr. 1000.

Fig. 10—14. *Salamandra maculosa.*

Fig. 10 (S. 568—569). Larve von 36 mm Länge. Querschnitt durch die Mitte des Rumpfes. Das Corium (*c*) ist noch einheitlich. Sublimat. Paraffin. Dahlia. Eosin. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. a_3. Zeichenapparat. Vergr. 20.

Fig. 11 (S. 570, 571, 575, 581). Larve von 36 mm Länge. Querschnitt durch die Haut von der Seite des Rumpfes; ventrale Hälfte. Das einheitliche

Corium enthält zahlreiche Ausläufer, aber keine ganzen Zellen. Sublimatessigsäure. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — Oc. 4. Obj. *D.* Vergr. 390.

Fig. 12 (S. 570, 571, 575, 581). Wie Fig. 11; stärker vergrößert. Technik wie bei Fig. 11. — Comp. Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Fig. 13 (S. 570, 571, 575, 581). Wie Fig. 12.

Fig. 14 (S. 570). Larve von 44 mm Länge (in der Verwandlung begriffen). Querschnitt durch die Mitte des Rumpfes. Corium in drei Lagen getrennt. Sublimatessigsäure. Paraffin. VAN GIESON. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. a_3. Zeichenapparat. Vergr. 20.

Fig. 15. *Bombinator pachypus.*

Fig. 15 (S. 574). Larve von 32 mm Länge. Querschnitt durch die Mitte des Rumpfes; dorsale Hälfte. Das Corium ist in der Gegend der ersten an der Dorsalseite sich entwickelnden Drüsen in drei Lagen differenziert. Sublimat. Boraxkarmin. Paraffin. VAN GIESON. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. a_3. Zeichenapparat. Vergr. 20.

Tafel XXIX.

Fig. 16. *Siredon pisciformis.*

Fig. 16 (S. 559—561). Larve von 10,5 mm Länge. Querschnitt durch die Seite des Kopfes. Erste Anlage des Coriums und Coriumepithel. Sublimat. Paraffin. Mallory. Kanadabalsam. — Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000. — Zeichnung in den Farben des Präparates.

Fig. 17—19. *Bombinator pachypus.*

Fig. 17 (S. 570, 574, 577). Larve von 32 mm Länge. Querschnitt durch die Mitte des Rumpfes; dorsale Hälfte. Bindegewebszellen des Coriums, an einer Stelle, an welcher die drei Lagen differenziert sind; vgl. Fig. 15 etwa bei *dr.* Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — Oc. 4. Obj. *D.* Zeichenapparat. Vergr. 390. Zeichnung in den Farben des Präparates.

Fig. 18 (S. 575, 576, 577). Wie Fig. 17. Bindegewebsbündel des Coriums, von der gleichen Stelle wie Fig. 17. Sublimat. Paraffin. Mallory. Kanadabalsam. — Oc. 4. Obj. *D.* Zeichenapparat. Vergr. 390. Zeichnung in der Farbe des Präparates.

Fig. 19 (S. 575, 580). Larve von 32 mm Länge. Querschnitt durch die Mitte des Rumpfes; etwas ventralwärts. Zellverbindungen. Sublimat. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — Komp.-Oc. 8. Apochrom. Imm. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000. Zeichnung in den Farben des Präparates.

Fig. 20—21. *Proteus anguinus.*

Fig. 20 (S. 588—590, 592, 594—595). Querschnitt durch die Haut von der Seite des Schwanzes. Bindegewebszellen des Coriums. Sublimatessigsäure. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. *C.* Vergr. 125.

Fig. 21 (S. 594—595). Querschnitt durch die Haut von der Seite des Rumpfes.

Äußere Lage des Coriums und Zellverbindungen. Sublimatessigsäure. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Tafel XXX.

Fig. 22. *Ichthyophis glutinosus.*

Fig. 22 (S. 578). Larve von 120 mm Länge. Querschnitt durch die Haut von der Seite des Rumpfes. Das Corium zeigt drei Lagen; in der mittleren aufsteigende Bindegewebsbündel. Chromsäure(?). Paraffin. van Gieson. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. *D*. Zeichenapparat. Vergr. 175.

Fig. 23—26. *Proteus anguinus.*

Fig. 23 (S. 588—590). Querschnitt durch die Haut von der Basis der Schwanzflosse. Schichten des Coriums; Bindegewebsbündel. Alkohol. Paraffin. Eosin. Toluidinblau. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. *D*. Zeichenapparat. Vergr. 175.

Fig. 24 (S. 589, 593). Querschnitt durch die Haut von der Basis des dorsalen Flossensaumes am Schwanze. Bindegewebszellen (*bz*) und elastische Fasern (*ef*). Sublimatessigsäure. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — Comp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Fig. 25 (S. 592—594). Querschnitt durch die Haut von der Basis der dorsalen Schwanzflosse. Zellverbindungen und elastische Fasern der äußeren Coriumlage. Sublimatessigsäure. Paraffin. Eosin 0,02%. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Zeichenapparat. Vergr. 1000.

Fig. 26 (S. 590, 592—595). Querschnitt durch die Haut von der Basis der dorsalen Schwanzflosse. Elastische Fasern der äußeren Coriumlage. Wegen der Zahlen I—V vgl. den Text der Arbeit (S. 592—595). Sublimatessigsäure. Paraffin. Orcein. Toluidinblau. Kanadabalsam. — Komp.-Oc. 8. Apochrom. Immers. 2 mm. Vergr. 1000.

Inhalt.

Seite
Einleitung 551
I. Untersuchungsmaterial und Technik 554
II. Die Verbindungen von Epithel- und Bindegewebszellen in der Haut von Amphibienlarven 558
A. Jüngere Stadien des Axolotls 558
B. Larven von *Salamandra maculosa* Laur. 567
C. Larven von *Bombinator pachypus* Bonap. 572
D. Larven von *Ichthyophis glutinosus* (L.) 578
E. Beurteilung der Ergebnisse 580
III. Die Verbindungen von Epithel- und Bindegewebszellen in der Haut von *Proteus anguinus* Laur. 587
Literaturverzeichnis 598
Erklärung der Abbildungen 599

Deckel und Brutpflege bei Spirorbis.

Von

Ernst Elsler.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Innsbruck.)

Mit Tafel XXXI und 13 Figuren im Text.

Allgemeines.

Bei der vorliegenden Untersuchung wurde ich von dem Bestreben geleitet, in die merkwürdige Art der Brutpflege einiger *Spirorbis*-Arten, nämlich derjenigen, bei welchen der Deckel zugleich als Brutraum fungiert, tunlichst Licht zu bringen. Ich wollte sehen, inwieweit der Deckel, dessen ursprüngliche Funktion lediglich die des Schutzes des in seine Wohnröhre zurückgezogenen Wurmes darstellt, infoge dieser, bei einigen Arten hinzugetretenen Nebenfunktion, der Brutpflege entsprechend umgewandelt wurde, so daß er diesen beiden Funktionen zugleich gerecht werden konnte.

Alexander Pagenstecher hat im Jahre 1862 diese Art der Brutpflege entdeckt, und zwar an einer Art des Mittelmeeres, die er als *Spirorbis spirillum* ohne Angabe eines Autors bezeichnete. Bereits Agassiz 1866 hat betont, daß sich diese *Spirorbis spirillum* nicht mit der bis dahin unter diesem Namen gangbaren Art der Autoren Gould und Lamarck decke. Der Name *Spirorbis spirillum* wird jetzt von Caullery und Mesnil 1897, welche die Gattung monographisch bearbeitet haben, für eine nordische Art beansprucht, welche die Genannten auf Linné als Autor zurückleiten.

Die von Pagenstecher 1863 untersuchte Form wurde später von Quatrefages 1865 wieder gefunden und von ihm als *Spirorbis pagenstecheri* bezeichnet. Unter diesem Namen finden wir sie auch bei Claparède 1870. Eine ausführliche Beschreibung von ihr gibt Langerhans 1880 und in neuerer Zeit die früher genannten Caullery und Mesnil 1897.

Für meine Untersuchung standen mir zwei Arten zur Verfügung, die beide aus Triest stammten. Wie sie mir zugesandt wurden, saßen sie an Algen sowie auf Schneckenschalen. Doch waren die beiden Species nicht vermischt, sondern stets getrennt. Gelegentlich hatten sie sich auch im Aquarium vermehrt und sich an den Glaswänden desselben festgesetzt.

Die eine der beiden Arten diagnostizierte ich unschwer als *Spirorbis corrugatus* Montagu. Von ihr finden sich gute Beschreibungen bei LANGERHANS sowie bei CAULLERY und MESNIL 1897.

Die zweite Art unterscheidet sich von ihr schon bei oberflächlicher Betrachtung der Schale durch ihre geringere Größe. Während der Durchmesser der ersteren 2 mm beträgt, fand ich ihn bei den größten, ausgewachsenen Tieren der zweiten Art höchstens 0.8 bis 1 mm. Ich war ursprünglich geneigt, die Form mit der von PAGENSTECHER in Cette beobachteten Form also mit *Spirorbis pagenstecheri* Quatrefages zu identifizieren. Die von PAGENSTECHER für seine Art angeführten Charaktere finden sich tatsächlich bei der vorliegenden Species wieder, nur ist die Größe eben eine geringere als bei der von PAGENSTECHER beschriebenen Art. Damit im Zusammenhange war denn auch die Anzahl der Eier im Abdomen und im Deckel geringer bei der vorliegenden Art, als dies PAGENSTECHER angibt.

Nun hat DE SAINT JOSEPH 1894 unter dem Namen *Mera pusilla* de Saint Joseph eine Art beschrieben, welche sich auch hinsichtlich der Größe mit der in Triest vorkommenden, mir vorliegenden deckt. CAULLERY und MESNIL 1897 haben diese *Mera pusilla* De Saint Joseph in ihrer Monographie der Gattung *Spirorbis* untergeordnet, aber gleichzeitig diese *Spirorbis pusillus* für eine bloße Varietät von *Spirorbis pagenstecheri* erklärt.

Nach all dem halte ich also die zweite, von mir untersuchte Art für *Spirorbis pusillus*, wobei ich aber die Frage offen lasse, ob die zwischen ihr und *Spirorbis pagenstecheri* bestehenden Unterschiede es gerechtfertigt erscheinen lassen, sie als echte Varietät von dieser abzutrennen. Darüber könnte wohl nur eine genaue Vergleichung mit der von PAGENSTECHER in Cette untersuchten Form Aufschluß geben, welche ich wegen Mangel an entsprechendem Vergleichsmaterial nicht ausführen konnte. Was nun den Unterschied der beiden untersuchten Arten *Spirorbis corrugatus* Montagu und *Spirorbis pagenstecheri* Quatrefages var. *pusillus* De Saint Joseph anbelangt, so wurde derselbe in genügender Weise von CAULLERY und MESNIL 1897 hervorgehoben. Die Unterschiede, die sich bezüglich des Operculums finden, werden wir gelegentlich der

Detailbeschreibung desselben zu besprechen Gelegenheit haben. Jedenfalls sind die beiden Arten als sehr nahestehend zu bezeichnen, was auch in den Verhältnissen des Deckels zum Ausdruck kommt. Derselbe ist bei beiden Arten insofern gleich gebaut, als er keinerlei prinzipielle Verschiedenheiten aufweist, so daß wir im folgenden die Deckel beider Arten nebeneinander behandeln können.

Bezüglich des feineren Baues des Deckels, sowie seiner Verwendung in der Brutpflege wurde seit PAGENSTECHER eigentlich wenig Neues mehr gefunden. Die Arbeiten über *Spirorbis*, die seitdem erschienen sind, beschäftigen sich zum Teil mit der Entwicklung der Embryonen im Anschluß an PAGENSTECHER, so AGASSIZ 1866, WILLEMOES-SUHM 1870, SALENSKY 1883, SCHIVELY 1897, zum andern Teile sind dieselben rein systematischen Inhaltes, wie die von CLAPARÈDE 1868, LANGERHANS 1880, DE SAINT JOSEPH 1894, CAULLERY und MESNIL 1897. Hierzu kommen Mitteilungen über neu entdeckte Species. So verdanken wir in neuerer Zeit EHLERS 1900 die Kenntnis einer neuen Art, die er anläßlich der Bearbeitung der aus der Expedition NORDENSKIÖLDS stammenden Polychaeten fand. Endlich beschrieb BUSCH 1904 vier bei der Reise des »Albatroß« gesammelte neue Arten. Wohl haben CAULLERY und MESNIL 1897 den verschiedenen Formen des Deckels bei den von ihnen beschriebenen Species ein besonderes Augenmerk zugewendet, jedoch taten sie dies lediglich zu systematischen Zwecken, begnügten sich daher mit der Untersuchung der äußeren Form und besonders des sich auch bei konservierten Objekten leicht erhaltenden kalkigen Teiles, ohne auf den feineren Bau des Organs einzugehen. Die Bemerkungen bezüglich des Deckels und der Brutpflege, die wir dennoch bei diesen und andern Autoren finden, werden wir gelegentlich würdigen. ÖRLEY 1884 hat den feineren Bau des Serpulaceendeckels zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung gemacht, jedoch nur die größeren Formen dabei berücksichtigt, ohne auf die aberranten Formen Rücksicht zu nehmen, wie wir sie bei den kleineren Spirorben finden.

Meine Untersuchung stellte ich zum Teil am lebenden Objekt an, wobei ich die kalkige Wohnröhre entfernte, zum Teil an Totopräparaten, ebenfalls nach Entfernung der Wohnröhre, die ich nach den gewöhnlichen Methoden mit Hämatein, Borax- oder Alaun-Karmin färbte. Teilweise entfernte ich auch die kalkigen Teile des Operculums, und zwar am besten dadurch, daß ich die Objekte in FLEMMINGS Chromosmium-Essigsäure gab, wobei sie zugleich konserviert und entkalkt wurden. Ergänzt wurden diese Beobachtungen an Schnitten, wobei ich die besten Resultate bei Konservierung in Osmiumsäure erhielt, allerdings nur dann, wenn der Deckel nicht zuviel Kalk enthielt. Im letzteren Falle mußte ich in FLEMMINGS Gemisch entkalken. Die mit Osmiumsäure konservierten Schnitte wurden mit Eosin schwach nachgefärbt. Verhältnismäßig günstige Resultate erzielte ich auch mit HEIDENHAINS Eisen-Hämatoxylin.

Das Operculum im allgemeinen. Der Stiel desselben.

Die Wohnröhre der beiden untersuchten Arten ist, von der freien Seite gesehen, entgegen der Richtung des Uhrzeigers aufgerollt, weshalb die Arten nach der Einteilung von CAULLERY und MESNIL 1897 in die Gruppe der rechtsgewundenen, und zwar in die mit drei thoracalen Chaetopodien gehören, welche die genannten Autoren als *Dexiospira* bezeichnen. Dementsprechend zeigt auch der Körper des Wurmes eine eingerollte Lage, und zwar, entsprechend der Einrollung der Röhre so, daß das Abdomen stets nach der rechten Seite des Tieres umgebogen ist. Wir können so eine konkave und eine konvexe Seite unterscheiden, auf deren Ungleichwertigkeit, die CAULLERY und MESNIL 1897 des näheren beschrieben, eben die Asymmetrie von *Spirorbis* beruht.

An Stelle des zweiten Kiemenstrahles der rechten Seite, von der Mediane des Rückens gezählt, befindet sich nun das Operculum, oder richtiger gesagt, der betreffende Kiemenstrahl ist zum Operculum umgebildet. Das Operculum befindet sich demnach in unserm Falle stets auf der konkaven Seite des Tieres und wird infolge seines beträchtlichen Umfanges aus der Lage der Kiemenstrahlen etwas hinausgedrängt, so daß es in schräger Richtung vom Körper rechts absteht. Die allgemeinen Grundzüge für die Entstehung dieses Organs aus einem Kiemenstrahl, und die Homologie, welche das ausgebildete Organ mit einem solchen aufweist, werden auch durch die Verhältnisse bei *Spirorbis* gestützt, und es gilt das von ÖRLEY 1889 in bezug auf das Operculum der Serpulaceen im allgemeinen Gesagte mutatis mutandis auch für unsre Gattung, nur sind die Verhältnisse hier sehr einfach und jedenfalls ursprünglich, woran auch die hinzugetretene Nebenfunktion, die Verwendung als Brutraum, nichts zu ändern vermag.

Für die von ihm untersuchte *Serpula vermicularis* L. hat ÖRLEY gezeigt, daß der obere, erweiterte und zum Verschluß der Wohnröhre dienende Teil des Operculums, der »Trichter«, mit einer Art Bindegewebe vollständig erfüllt ist, das er als ein an »hyalinen Knorpel erinnerndes Gallertgewebe« beschreibt. Bei unsern Spirorben ist nun der entsprechende Teil des Deckels ein keulig aufgetriebener Knopf, der eine Höhle, die Deckelampulle, in sich schließt. Von dem genannten Bindegewebe ist nichts zu sehen, es müßte denn das an Bindegewebe erinnernde Geflecht von Fäden, das sich am Grunde der Ampulle findet, und die, an eben dieser Stelle befindlichen, kugeligen Gebilde, die beide, wie wir sehen werden, zur Insertion der Stielmuskeln dienen, mit dem genannten Bindegewebe in Beziehung gebracht werden.

Welche von diesen Verhältnissen die ursprünglicheren sind, wird uns vielleicht klar, wenn wir auf das Operculum von *Apomatus* und *Filigrana* zurückgreifen, welches, wie Örley und Meyer 1888 übereinstimmend dargetan haben, alle Charaktere der Ursprünglichkeit aufweist. »Hier« — bei *Apomatus* ebenso wie bei *Filigrana* — »gibt der ursprüngliche Kiemenfaden seine Funktion nicht auf, indem sein Stiel regelmäßig gefiedert ist und nur durch eine am freien Ende vorhandene Blase auch die Funktion eines Deckels übernimmt (Örley S. 209)«. Hierzu gibt Örley die Abbildung, die ich in Textfig. 2 (S. 632) schematisiert wiedergegeben habe.

Von einer solchen einfachen Blase läßt sich nun auch der Deckel von *Spirorbis* ohne Schwierigkeit ableiten. Freilich zeigt der Stiel unsrer beiden Arten nichts mehr von seinem ursprünglichen Kiemencharakter. Die Kiemen von *Spirorbis* sind wie die der übrigen Serpulaceen nur auf der äußeren Seite vom Körperepithel bekleidet und mit einer gut entwickelten Cuticula bedeckt, während sich auf ihrer inneren Seite ein Flimmerepithel befindet, das nach Meyer 1888 die Fortsetzung des Mundepithels, nach Örley »eine Art Sinnesepithel« ist. Der Stiel des Operculums aber ist allseits vom Körperepithel umkleidet und ist sowie der oben erweiterte Teil desselben, die Ampulle, allseits von einer Cuticula bedeckt, die hier bedeutend stärker ist als am übrigen Körper, wo sie dem geschützten Aufenthalt des Wurmes in einer Kalkröhre entsprechend, nur schwach entwickelt ist.

Modifizierte Reste der Pinnulae finden sich übrigens, wenn auch nicht bei den uns vorliegenden beiden Arten, so doch bei andern Arten der Gattung. Ich glaube nämlich kaum zu fehlen, wenn ich die gezähnten Kämme, welche sich auf dem Deckel von *Spirorbis militaris* Clp. finden, und welche Caullery und Mesnil 1897 als »hautes crêtes dentées, découpées en dents élégantes« (S. 215, Fig. 25) beschreiben und abbilden, als modifizierte Kiemenfiederchen in Anspruch nehme. Ähnliche Bildungen beschreibt Langerhans für seine *Spirorbis granulatus*. Mir selbst zeigte Dr. Ad. Steuer zwei von ihm im Golf von Suez gesammelte Spirorben, bei welchen einerseits ähnliche Kämme wie bei *Spirorbis militaris*, anderseits ein Kranz von Erhebungen zu sehen war, wie sie LANGERHANS bei *Spirorbis granulatus* als »Papillen« beschreibt.

Gestützt wird die Annahme ferner durch die Angabe MEYERS 1888, nach welchem wir die am Deckel von *Vermilia caespitosa* und *Pomatoceros elaphus* »vorkommenden seitlichen, flügelartigen Fortsätze wahrscheinlich als übriggebliebene und zugleich veränderte Pinnulae zu betrachten haben« (S. 521). Ähnliche flügelartige Fortsätze beschreiben CAULLERY und MESNIL 1896 A. bei *Josephella marenzelleri* Caull. et Mesn., ebenso MOORE 1904 für *Pomatoceros auritubis* Moore. Ferner gehören ohne Zweifel hierher die von LANGERHANS 1880 beschriebenen seitlichen Fortsätze am Deckelstiel von *Vermilia polytrema* Philippi, wie denn überhaupt diese Bildungen gerade bei den Vermilien und den ihnen nahestehenden Gattungen mit sehr ursprünglichen Deckeln viel verbreitet zu sein scheinen.

Als eine einfache, gestielte Blase tritt uns also das Operculum unsrer beiden Arten zunächst entgegen; die Blase selbst, die Ampulle, ist nichts andres als das blasig aufgetriebene Ende des Stieles. Dies wird durch die folgende Untersuchung bestätigt werden. Was nun den Stiel betrifft, so ist derselbe, wie bereits erwähnt, eine vom Körperepithel gebildete Röhre, welche außen von der Cuticula bekleidet ist; der Querschnitt ist annähernd kreisrund. Das Innere dieser Röhre — wenn wir sie so nennen dürfen — ist ganz erfüllt mit stark entwickelten Längsmuskelzügen (Fig. 5—7). Der Stiel ist also massiv und nicht hohl, steht auch nicht in Kommunikation mit der Leibeshöhle, wie CLAPARÈDE und DE SAINT JOSEPH behaupten. Warum ersterer eine »cavité du pédoncule« und letzterer einen »canal pédonculaire« annahm, werden wir später sehen. Eine so auffallend stark entwickelte Stielmuskulatur findet sich allerdings wohl nicht bei allen Serpulaceen. Sie scheint mir aber bei *Spirorbis* wohl begründet durch das bedeutende Gewicht, welches das mit Eiern oder Embryonen beschwerte Operculum haben mag, das bei den kleinen Arten mitunter $^1/_3$ des Umfanges des gesamten Körpers erreicht, so daß das Tier nur mit Hilfe dieser stark ausgeprägten Muskulatur noch imstande ist, bei Gefahr den Deckel mit einem raschen Ruck an sich zu ziehen und so die Wohnröhre zu verschließen. Infolge dieser sich stark kontrahierenden Längsmuskeln erscheint die Oberfläche des Stieles auch in quere Runzeln gelegt. Die Muskeln nehmen ihren Ursprung in den vorderen Thoraxsegmenten und endigen am Grunde der Ampulle, wo sie sich in das oben erwähnte bindegewebige (?) Geflecht auflösen, welches ihnen hier im Verein mit den vorerwähnten kugelförmigen Gebilden als Ansatzstelle dient (Fig. 7 u. 9). Ebenso wie in die Kiemenstrahlen treten auch in den Deckelstiel bei den Serpuliden nach Örley zwei, nach Meyer 1888 drei Nerven und ein Gefäß ein.

Bei den vorliegenden Spirorben konnte ich zwar an Querschnitten durch die Kiemenstrahlen diese Elemente andeutungsweise wahrnehmen, am Stiele des Operculums aber vermochte ich sie nicht unzweideutig nachzuweisen. Doch mögen sie immerhin auch hier vorhanden sein, sie sind vielleicht nur infolge der Kleinheit des Objektes und der massig entwickelten Muskeln nicht so leicht zur Darstellung zu bringen.

Der Deckel vor seiner Verwendung als Brutraum.

Das bis nun Gesagte gilt vom Deckel der beiden Arten unterschiedslos, mag derselbe leer oder mit Eiern bzw. Embryonen angefüllt sein, also kurzweg für alle Entwicklungsstadien des Deckels. Bei der nun folgenden Betrachtung der Ampulle müssen wir Unterschiede machen, und zwar wollen wir die Ampulle zunächst in jenem Zustande ins Auge fassen, wie sie sich bei Tieren repräsentiert, welche noch nicht geschlechtsreif sind, oder wenn sie auch im Abdomen reife Geschlechtsprodukte erkennen lassen, die Eier doch noch nicht in den Deckel aufgenommen haben; mit einem Worte, wir haben zunächst jene jugendlichen Individuen zu untersuchen, bei welchen der Deckel noch nicht als Brutraum verwendet wurde.

Was den Unterschied der beiden untersuchten Arten in dieser Hinsicht anlangt, so muß gesagt werden, daß das Operculum auf diesem Anfangsstadium bei beiden fast gleich gebaut ist und nur bei der größeren *Spirorbis corrugatus* auch entsprechend größer erscheint. Ein unterscheidendes Merkmal jedoch kann angegeben werden, nämlich die Beschaffenheit der Cuticula der Seitenwände. Bei *Spirorbis pusillus* zeigt sich dieselbe bei Aufsicht polygonal gefeldert, wobei die einzelnen Felder ganz schwach gewölbt erscheinen (Fig. 1). Die Felder entsprechen eben den darunter liegenden kurz prismatischen bis kubischen Matrix-Zellen; »légèrement verruqueuse« nennen Caullery und Mesnil daher das Operculum von *Spirorbis pusillus*. Bei *Spirorbis corrugatus* sehen wir diese Felderung etwas schwächer angedeutet, dafür aber ist die Cuticula mit kleinen, stark lichtbrechenden Wärzchen versehen, welche demnach schon in diesem Stadium vorhanden und für *Spirorbis corrugatus* typisch zu sein scheinen. Für das folgende Stadium bildet sie Langerhans ab (Fig. 43 *b*), ebenso Caullery und Mesnil, welche sie außerdem als »Poren« beschreiben, worauf wir noch zurückkommen (Fig. 3).

Die Form der Ampulle ist im allgemeinen konisch, jedoch so, daß der gegen die konkave Seite des Tieres gelegene Teil etwas eingezogen, der entgegengesetzte dagegen etwas ausgebaucht erscheint (Fig. 1). Die Seitenwände bestehen aus dem sich fortsetzenden Körperepithel, das wir schon am Stiele gesehen, doch sind die Zellen hier etwas niedriger (Fig. 5). Nach außen scheidet dieses Epithel, wie bereits mehrfach erwähnt, eine gut entwickelte Cuticula ab. Die Basis des Kegels, also der freie, äußerste Teil der Ampulle, trägt die kalkige Platte »den eigentlichen Deckel« PAGENSTECHERS, die »Endplatte« LANGERHANS', die »plaque calcaire terminale« nach CAULLERY und MESNIL. Ich stelle sie ein für allemal als Deckelplatte dem Deckel, worunter ich das ganze Organ verstehe, gegenüber.

Am lateralen äußeren Rande der Ampulle fällt ein rings um den oberen Rand der Ampulle verlaufender Streifen von Hypodermzellen auf, welcher sich wie eine Epithelverdickung an dieser Stelle ausnimmt. Was hierbei auffällt, ist der Umstand, daß wir hier die prismatischen Epithelzellen nicht wie sonst im Querschnitte, sondern in ihrer Längsrichtung sehen (Fig. 1 *ue*). Die Erklärung hierfür werden uns Schnitte geben.

Die Oberfläche der meist schmutzig grau erscheinenden Deckelplatte zeigt schwach ausgeprägte concentrische Kreise, als deren Mittelpunkt ein kreisrunder dunkler Fleck erscheint, der gegen die Konkavseite des Tieres, also excentrisch liegt. Derselbe dunkle Fleck bildet auch das Centrum radiärer Sprünge, wenn solche durch Druck auf den Deckel entstehen (Fig. 1 u. 2). Am optischen Durchschnitte erkennen wir unschwer, daß die kalkige Deckelplatte, am Rande allseits dünn beginnend, sich gegen die Stelle zu, wo in der Aufsicht der dunkle Fleck erscheint, schwach verdickt. An eben dieser Stelle aber ist die Verdickung ad maximum gesteigert, und zwar nach einwärts, also gegen die Ampulle zu, so daß an dieser Stelle ein förmlicher Zapfen in diese hineinzuragen scheint (Fig. 1 u. 6). Der dunkle Fleck erklärt sich so, wie auch PAGENSTECHER bemerkt, als Fußpunkt dieses Zapfens in der Deckelplatte. Diese als Deckelzapfen nach innen reichende Verdickung wurde von PAGENSTECHER gezeichnet, und als »ein stielartiger, hellerer Teil« beschrieben, »welcher auf der unteren Fläche des Deckels der grubenförmigen Vertiefung entspricht«. LANGERHANS beschreibt ihn als Zapfen, und bei CAULLERY und MESNIL 1897 bildet er als »Talon calcaire« ein wichtiges systematisches Merkmal.

Der Deckelzapfen ist annähernd cylindrisch, unten abgerundet. Das Größenverhältnis zwischen Zapfen und Ampulle ist nicht immer gleich und verschiebt sich offenbar mit dem Alter des Tieres zugunsten der letzteren.

Es erklärt sich dies eben so, daß die Deckelplatte mit dem Zapfen einmal, und zwar schon sehr früh angelegt wird und nun in der ursprünglichen Größe bestehen bleibt, während das ganze Operculum mit dem Tiere wächst. Dies hat offenbar CAULLERY und MESNIL 1897 dazu geführt, von einer allmählichen Rückbildung des Zapfens zu sprechen, indem sie sagen: »Le talon se réduit progressivement, et disparaît même quelquefois; quand il existe, il est creux« (S. 190). Wie es sich mit dem völligen Verschwinden des Zapfens verhält, werden wir noch sehen. Übrigens läßt sich nicht leugnen, daß der Zapfen mitunter unverhältnismäßig klein erscheint. Sollte er in der Tat nicht immer gleich entwickelt werden?

Von den genannten Autoren wurde der Zapfen als nackt in die Ampulle hineinragend gezeichnet. Man sieht jedoch schon am lebenden, besser am gefärbten Objekte, daß der Zapfen von einer doppelten Kontur umgeben ist. Hat vielleicht diese den Zapfen umgebende Schicht CAULLERY und MESNIL dazu verleitet, zu sagen, daß er hohl sei, indem sie die Hülle für die Wand eines demnach hohlen Zapfens hielten? Über die tatsächlichen Verhältnisse dieses Zapfens kann man sich leicht Gewißheit verschaffen, wenn man den $CaCO_3$ mit HCl wegschafft und den Vorgang hierbei verfolgt. Die Platte verschwindet hierbei zuerst, der Zapfen erhält sich etwas länger, weil er eben substanzreicher ist und wird allmählich immer kleiner und kleiner, was nicht möglich, wenn er hohl wäre. Die den Zapfen umgebende Hülle aber bleibt hierbei allseitig erhalten.

Suchen wir uns nun an Schnitten weiter aufzuklären. Dieselben sind gerade durch dieses Stadium des Deckels äußerst schwer in wünschenswerter Klarheit herzustellen, da wir es mit sehr zarten Epithelien zu tun haben, welche sich innig an kalkige Gebilde, eben die Deckelplatte, anschmiegen, die einerseits das Schneiden verhindert, bzw. ein Zerreißen der genannten Epithelien zur Folge hat, anderseits scheinen die letzteren beim Wegschaffen des kohlensauren Kalkes stark zu leiden. Doch gibt eine größere Anzahl von Schnitten ein unzweifelhaftes und klares Bild der Verhältnisse, wenn dies auch am einzelnen Schnitte nicht mit der gewünschten Klarheit sofort zutage tritt. Ich muß infolgedessen zum leichteren Verständnis der hier vorliegenden Verhältnisse nebend em in Fig. 5 abgebildeten Schnitt auch auf das Schema Textfig. 1 *A* (S. 625) verweisen.

Fig. 5 stellt einen in dorsoventraler Richtung durch die Mitte des Deckels gehenden Schnitt dar. Der Stiel zeigt uns die schon besprochenen Verhältnisse. Wir sehen die Muskeln, die am Grunde der Ampulle an dem fraglichen bindegewebigen Gebilde (*bg*) in der erwähnten Weise inserieren.

Das den Stiel bildende Epithel setzt sich auf die Seitenwände der Ampulle fort und scheidet auch hier nach außen die Cuticula aus. Oben am Rande der Ampulle biegt das Epithel um (*ue*). Dies ist die Stelle, wo in der Aufsicht die früher erwähnte Epithelverdickung den Rand zu umziehen scheint. Diese erklärt sich also einfach als das an dieser Stelle umbiegende Epithel (Fig. 1 *ue*). Hierbei sind die Zellen allerdings an dieser Stelle höher als sonst, und auch infolge der Umbiegung etwas aneinander gepreßt. In der Aufsicht auf die laterale Wand der Ampulle sehen wir sie hier infolgedessen in der Längsrichtung. Nun wird das Epithel sehr dünn, die Zellen werden niedrig, und so setzt sich die Epithelschicht über die Unterseite der kalkigen Deckelplatte und über ihren Zapfen fort. Speziell in der Umkleidung des Zapfens wird das Epithel sehr schwach, die Zellgrenzen werden undeutlich, die Zellen wahrscheinlich flachgedrückt, so daß nur noch die Kerne zu erkennen sind.

In dem abgebildeten Schnitt (Fig. 5) ist von den kalkigen Teilen nur der Hohlraum zu sehen, der bei der Entfernung des Kalkes übrig geblieben ist. Es bildet also das Epithel eine vollkommen geschlossene Blase (Textfig. 1 A), die kalkige Deckelplatte ist dieser Blase aufgelagert, und der Zapfen stülpt das Epithel, welches die Deckelplatte trägt, seiner Form entsprechend ein. Der Kalkzapfen liegt also nicht innerhalb, sondern außerhalb des als Ampulle bezeichneten, vom Epithel gebildeten Hohlraumes. Der gesamte Kalk liegt aber zugleich unterhalb der von besagtem Epithel gebildeten Cuticula. Diese letztere liegt an den Seitenwänden wie gewöhnlich der Matrix dicht auf, dort aber, wo das Epithel umbiegt, also am Rande der Deckelplatte, hat sich die Cuticula von der zugehörigen Matrix abgehoben, oder, wenn wir dies gleich richtig aussprechen, die Cuticula ist durch den nachträglich von ihrer Matrix ausgeschiedenen Kalk von dieser abgedrängt worden. Daß dies so ist, sieht man eben an entkalkten Präparaten, und wir sehen dies nicht nur hier, sondern werden diesen Befund auch im Verlauf der weiteren Untersuchung noch mehrfach bestätigt finden. Aufmerksam gemacht auf diese den Kalk überziehende Cuticula wurde ich sofort, als ich unter dem Mikroskop eine Entkalkung des Deckels mit HCl vornahm. Da bemerkte ich nämlich konstant, daß die auf der Deckelplatte meist üppig gedeihende Flora von Diatomeen auch nach der vollständigen Entkalkung in ihrer ursprünglichen Lage blieb und sich nicht entfernte, was nicht sein könnte, wenn der Kalk die oberste Schicht bilden würde.

Interessant ist nun, daß dasselbe Epithel, nachdem es zuerst eine Cuticula, dann den Kalk ausgeschieden hat, abermals eine neue Cuticula ausscheidet, so daß also der Kalk sich zwischen zwei Cuticulae, der oberen abgehobenen, und der unteren, hier noch dem Epithel aufliegenden Cuticula befindet. Die letztere ist an Schnitten, wie dem abgebildeten (Fig. 5), nur sehr schwer nachzuweisen, wir werden aber ihre Existenz an den folgenden Stadien unzweifelhaft feststellen können.

Wenn ich also sage, daß wir hier eine Matrix vor uns haben, welche zuerst eine Cuticula, dann kohlensauren Kalk und schließlich wieder eine Cuticula auszuscheiden scheint, so will ich damit keineswegs behaupten, daß dies wirklich drei so scharf voneinander getrennte Prozesse sind, ich glaube vielmehr, daß es leichter wäre, anzunehmen, daß der ganze Prozeß ein mehr einheitlicher ist, daß die Zellen eine organische Substanz und neben dieser Kalk ausscheiden, daß aber an der so ausgeschiedenen Platte nach außen die organische Substanz, im Innern der kohlensaure Kalk überwiegt. Es stünde dieser Modus dann im Einklange mit dem für die Ausscheidung der Stütz- und Gerüst-Substanzen bei den Avertebraten allgemein angenommenen Vorgang. Daß es sehr schwer sein wird, sich darüber völlige Klarheit zu verschaffen, geht aus der Tatsache hervor, daß wir gerade über diesen Vorgang der Zellphysiologie noch so wenig unterrichtet sind.

Auf eines aber muß ich hier hinweisen, nämlich auf die völlige Verschiedenheit in der Bildung der kalkigen Wohnröhre und der Deckelplatte. Das Material für den Bau der Wohnröhre wird von einer großen Anzahl einzelliger, schlauchförmiger Drüsen geliefert — »Drüsenkölbchen« nach Meyer — welche den typischen Bau von solchen, und den für solche Drüsen charakteristischen körnigen, sich stark tingierenden Inhalt aufweisen. Sie finden sich vorzugsweise am Kragen und der Thoracalmembran, wo sie durch geeignete Färbung leicht zur Darstellung gebracht werden können. Diese Drüsen liefern den Baustoff, der von dem Wurme mit Hilfe des Kragens und der Thoracalmembran dadurch, daß sich das Tier um seine Achse dreht, zur Röhre geformt, bzw. auf den Rand der schon bestehenden Röhre aufgetragen wird. So schildert wenigstens Meyer 1888 den Vorgang (S. 588). Bei der Bildung der

Deckelplatte haben wir es, wie wir gesehen, mit einer einfachen Ausscheidung von $CaCO_3$ seitens einer Matrix zu tun, die sich äußerlich durch nichts von einer gewöhnlichen, nur eine Cuticula liefernden Matrix unterscheidet. Hierbei gelangt ferner das Ausscheidungsprodukt nicht nach außen, um dort mechanisch zum bezweckten Gebilde, also zur Deckelplatte geformt zu werden, sondern der Kalk bleibt unter der Cuticula oder mit dieser zugleich, wenn wir an eine simultane Ausscheidung von Chitin und Kalk denken, auf der Matrix liegen.

Zu erwähnen ist ferner, daß der Deckelzapfen bei jungen Tieren der ihm zunächst liegenden Seitenwand, also auf der konkaven Seite des Tieres so nahe liegt, daß das ihn umkleidende Epithel der Seitenwand der Ampulle dicht anliegt und oft nur schwer von dieser unterschieden wird. Bei etwas älteren Tieren, bei welchen eben, wie ich glaube, das Operculum gewachsen ist, ohne daß der Zapfen diesem Wachstum gefolgt ist, läßt das Epithel des Zapfens weiter oben einen spaltförmigen Raum zwischen sich und der Ampullenwand frei. Am Grunde der Ampulle legt sich das Epithel des Zapfens stets mehr oder weniger dicht an. Der Hohlraum der Ampulle ist mit einem ungemein zarten Epithel ausgekleidet, welches der Basalmembran der Matrix dicht anliegt, in welchem Falle nur die Kerne zu sehen sind; mitunter hebt es sich aber vielleicht infolge der Konservierung von dieser ab, und wir erkennen dann die die Kerne verbindende zarte Schicht (Fig. 6—9 *ce*). Es ist dies das Coelomepithel, welches die Ampulle auskleidet. Ich habe nicht bemerken können, daß das Coelomepithel um den Zapfen allseitig herumgeht, habe es vielmehr nur an der Innenseite desselben wahrnehmen können. Auch geht es nicht in den Stiel über, sondern bleibt lediglich auf die Ampulle beschränkt. Diese stellt sich demnach als ein abgegliederter Teil der Leibeshöhle dar. Die eben beschriebenen Verhältnisse bleiben so lange bestehen, bis das Tier geschlechtsreif geworden ist und Eier in den Deckel aufgenommen hat.

Wir wenden uns daher jetzt der Betrachtung des Organs in seiner Verwendung als Brutraum zu.

Der Deckel als Brutraum.

Daß sich mit dem Operculum Veränderungen vollziehen, sobald es als Brutraum verwendet wird, haben sowohl Pagenstecher, als Langerhans und Caullery und Mesnil erkannt. »Quand l'incubation a lieu dans la tige operculaire, les parties calcaires présentent des modifications diverses« schreiben die letzteren (S. 190). Welches sind nun diese Veränderungen, und wie kommen sie zustande?

Am Stiele nehmen wir keinerlei Veränderungen wahr, wohl aber an der Ampulle. Gleich hier will ich aber, um einem Mißverständnisse vorzubeugen, betonen, daß sich die Eier nicht, wie es bei oberflächlicher Betrachtung leicht den Anschein gewinnt, in der Ampulle befinden, daß der Brutraum also nicht die umgewandelte Ampulle ist. PAGENSTECHER hat dies richtig beobachtet, denn er schreibt: »Auch zeigt genaue Beobachtung, daß der Brutraum wirklich durch Zurückdrängen der weichen Teile vom Deckel und dem anhängenden feinen Häutchen entstanden ist« (S. 492). Die späteren Autoren haben dies zu wenig beachtet und waren durchaus der Meinung, daß sich die Eier in der Ampulle befinden. So CLAPARÈDE 1870, auf dessen diesbezügliche Ansicht wir noch zu sprechen kommen, und LANGERHANS, der hierzu auch eine Zeichnung gibt. Erst MEYER 1888 hat wieder das Richtige erkannt und unzweideutig ausgesprochen: »Hier« — bei *Spirorbis* — »erscheint die zwischen der Deckelampulle und dem kalkigen Aufsatz befindliche Höhle als Brutraum« (S. 521). Trotzdem DE SAINT JOSEPH die Schrift MEYERS kannte und wiederholt zitiert, scheint ihm gerade dieser Passus entgangen zu sein, wenn er schreibt, daß sich die Eier in der Ampulle »dans la cavité operculaire« befinden. Ebenso haben CAULLERY und MESNIL (1897) diese irrtümliche Ansicht zu der ihrigen gemacht. Es ist aber dieser Irrtum insofern ein verhängnisvoller, als er eine ganze Reihe andrer falscher Auffassungen bei den Genannten im Gefolge haben mußte, wodurch die Kenntnis des wahren Sachverhaltes unterbunden war.

Allerdings drängt sich dieser Irrtum, wie gesagt, leicht auf. Die Form des mit Embryonen gefüllten Deckels ist dieselbe wie die des vorhin betrachteten, nur ist der Deckel jetzt eben etwas größer, weil durch die Eier ausgedehnt (Fig. 2 u. 3). Ebenso zeigt uns die Deckelplatte in ihrer Aufsicht dasselbe Bild wie früher. Unschwer erkennen wir jedoch, daß der Hohlraum, in dem sich die Eier bzw. Embryonen befinden, nicht wie unsre Ampulle im Ausgangsstadium mit Epithel ausgekleidet ist, sondern wirklich als das strukturlose feine Häutchen PAGENSTECHERS erscheint. Am auffallendsten aber ist der Unterschied zwischen dieser Ampulle und dem Brutraum, wenn wir den Boden desselben näher betrachten. Deutlich erscheint der unterste Teil des Brutraumes noch mit Epithel ausgekleidet, so wie früher die Ampulle, und zwar konstant höher hinauf auf der Konvex- als auf der Konkavseite. Gegen den Raum aber, in dem sich die Eier befinden, grenzt sich dieser Epithelbecher durch eine Platte ab, welche bald stärker, bald weniger stark verkalkt zu sein scheint und gegen den Grund des

Bechers hineingedrängt ist (Fig. 2, 3, 6 u. 7). Am Rande dieses Bechers erkennen wir deutlich denselben Epithelstreifen, den wir oben am äußeren Rande der Ampulle als das umbiegende Epithel erkannt haben (Fig. 2 u. 3). Mit einem Worte: dieser Epithelbecher mit der schief liegenden Kalkplatte am Grunde des Brutraumes sieht ganz so aus, wie früher die vom Epithel gebildete Ampulle, die kleiner geworden oder zurückgedrängt ist, nur fehlt der für diese typische Kalkzapfen.

Daß es in der Tat so ist, darüber verschafft uns ein Schnitt, der in derselben Richtung wie der in Fig. 5 dargestellte, also dorsoventral geführt ist, volle Gewißheit (Fig. 6 u. 7). Betrachten wir zunächst Fig. 6, welche allerdings nicht als wirklicher Schnitt, sondern im optischen Durchschnitte nach einem gefärbten und in Nelkenöl aufgehellten Präparat gezeichnet ist. Das Epithel ist etwas schematisiert, dafür ist hier der Kalk erhalten, was bei einem wirklichen Schnitte eben nicht möglich wäre. Wir sehen hier dasselbe Epithel, das früher die Ampulle gebildet hat, die Schichten sind jedoch aneinander gelegt, die Blase von früher ist eingestülpt worden, ungefähr so, wie ein Gummiball eingedrückt werden kann. Insbesondere ist es das Epithel der Deckelplatte, welches gegen den Hohlraum der Ampulle hineingedrängt erscheint. Dieser Hohlraum ist infolgedessen reduziert und erscheint im Querschnitte (Fig. 8) spaltförmig, mitunter auch etwas größer, je nach der Zahl der im Brutraum befindlichen Eier, welche mehr oder weniger Raum beanspruchen. Daß es sich aber tatsächlich um denselben Hohlraum, den Hohlraum der Ampulle handelt, erkennt man auch daraus, daß derselbe wie jene, und zwar infolge der besser möglichen Konservierung, hier noch mit besser erkennbarem Cölomepithel ausgekleidet ist. Dasselbe Verhältnis der zurückgezogenen Ampulle ersieht man aus dem in Fig. 7 dargestellten Schnitte durch ein entkalktes Objekt. Auf die Unterschiede zwischen den beiden Bildern werden wir später noch zu sprechen kommen. Beim Zurückweichen des Ampullenepithels ist die Cuticula, welche dieses früher ausgeschieden, nebst dem Kalk stehen geblieben, und sie ist es also, welche den Brutraum bildet. Das zurückgezogene Epithel ist aber stärker, d. i. hochzelliger als jenes, welches früher die Ampulle, und viel stärker als jenes, welches Deckelplatte und Zapfen umkleidet hat. Dieser Unterschied ist darauf zurückzuführen, daß das Epithel sich durch die starke Ausscheidung, die es bei der Bildung der Deckelplatte und des Zapfens zu leisten hatte, erschöpfte; nachdem es sich aber zurückgezogen, erholten sich die Zellen. Auch mußte sich das Epithel im früheren Falle weit mehr ausdehnen, indem es auch den ganzen Zapfen zu umfangen hatte, wobei eben die Zellen gezerrt und flach wurden, während sie hier mehr zusammengepreßt und daher höher erscheinen. Meine Ansicht, daß das Epithel nicht durch die unter die Cuticula gedrungenen Eier von dieser zurückgedrängt wird, wie PAGENSTECHER glaubt, sondern daß das Zurückweichen des Epithels ein primärer, von der Verwendung des Deckels als Brutraum unabhängiger Vorgang zu sein scheint, soll später begründet werden. Hier will ich nur erwähnen, daß ich dieses Zurückweichen hin und wieder wirklich verfolgen konnte, allerdings immer bei Tieren, welche beim Entfernen der Wohnröhre verletzt wurden, so daß ich glaube, daß der Wundreiz hier die unmittelbare Veranlassung dazu bot. Immerhin deutet diese Beobachtung darauf hin, daß mitunter eine Neigung des Epithels vorhanden ist, sich von der zugehörigen Cuticula zu lösen, welche Neigung sich übrigens auch beim Konservieren der Objekte in nicht immer erwünschter Weise bemerkbar macht.

Das in der oben dargestellten Weise zurückgezogene Ampullenepithel nimmt nun nach einer gewissen Zeit seine Tätigkeit wieder auf und scheidet an seiner Oberfläche eine neue Cuticula und neuerdings Kalk aus (Fig. 6 *ctn* u. *dpn*), so daß der Brutraum also oben und unten von einer Kalkplatte — oben von der alten, unten von der neugebildeten — begrenzt wird, während seine Seitenwände von der alten Cuticula gebildet werden. Diese eben geschilderten Beziehungen zwischen Brutraum und Ampulle haben, wie früher bemerkt, PAGENSTECHER und MEYER richtig erkannt. Die andern Autoren aber, welche die Ampulle für den Brutraum ansahen, wurden eben dadurch zu andern Annahmen verleitet. LANGERHANS schreibt von *Spirorbis pagenstecheri*: »Bei reifen Tieren vergrößert sich die Höhle, füllt sich mit Embryonen, der Zapfen schwindet, und es tritt außer der Endplatte eine kalkige Fußplatte auf, die die Bruthöhle nach dem Stiele zu abschließt« (S. 124). Ebenso schreibt er von *Spirorbis corrugatus*, daß sich auch hier »eine abschließende Fußplatte« findet. CLAPARÈDE (1870) beschreibt dieselbe als »une épaisse paroi«, welche den Hohlraum des Stieles von dem des Deckels abschließt, DE SAINT JOSEPH als »plaque calcaire (?) grise, inclinée obliquement«, welche den Stielkanal von der Ampulle trennt. Die allerdings etwas stark schematische Zeichnung, welche DE SAINT JOSEPH davon gibt (Pl. 13 Fig. 391), läßt doch erkennen, daß er die richtigen Verhältnisse zwar gesehen, aber nicht richtig erkannt hat, weil er eben die Eier in der Ampulle selbst befindlich glaubte. Auf die merkwürdige Funktion, welche die beiden letztgenannten Autoren dieser Platte geben, werden wir später zurückkommen.

Bei CAULLERY und MESNIL (1897) endlich finden wir in bezug auf den Deckel von *Spirorbis pusillus,* welchen die genannten Autoren als Typus für eine ganze Gruppe von Spirorben anführen, (Type III, S. 190) folgende Bemerkung: »A la base de l'élargissement du rayon operculaire, il se forme une plaque basilaire, calcaire, limitant inférieurement la cavité incubatrice, et reliée a la plaque terminale généralement plane, par une surface cylindrique, le plus souvent calcaire. Ces parties complémentaires n'apparaissent qu'assez tard dans le développement« (S. 190). Die hierzu gegebene schematische Zeichnung unterstützt diese irrtümliche Auffassung insofern, als die »kalkige Fußplatte« in das Stadium des Deckels vor der Brutpflege eingezeichnet ist, also ohne daß Eier im Operculum wären.

Nachdem wir so erkannt haben, daß diese kalkige Fußplatte, »plaque basilaire«, oder wie sie sonst genannt wurde, nichts andres ist, als die neugebildete Endplatte, und nachdem diese wiederum, wie wir gleich sehen werden, nichts andres ist als die alte Fußplatte, können wir diese nur zu einem Irrtum führende Scheidung in End- und Fußplatte aufgeben, und ich kann nach wie vor die die Ampulle nach außen zu abschließende Kalkplatte kurzweg als Deckelplatte bezeichnen, ohne Rücksicht darauf, ob nun die Ampulle gerade eingestülpt ist oder nicht. Wie aber steht es nun mit dem Deckelzapfen in diesem Stadium der Brutpflege? Nach LANGERHANS sowie nach CAULLERY und MESNIL soll er schwinden. Tatsächlich fand auch ich in der größeren Anzahl der untersuchten Deckel, welche Embryonen enthielten, keine Spur von dem Zapfen, so daß ich lange ebenfalls geneigt war, der Ansicht von LANGERHANS und CAULLERY und MESNIL beizupflichten. Ich hatte aber an der abgetrennten, nur mehr am Deckel hängenden Cuticula (Fig. 2 u. 4), zu deren Würdigung wir noch kommen werden, den vollständigen Zapfen bemerken können, was mit einem allmählichen Schwinden, wie es CAULLERY und MESNIL in dem oben zitierten Satze annehmen, nicht zu stimmen schien. Nun dachte ich, daß vielleicht diese Cuticula mit dem Zapfen abgehoben würde, bevor der Deckel als Brutraum in Verwendung tritt.

Da fand ich einmal ein Tier, bei welchem der Deckel angefüllt war mit in der Entwicklung begriffenen Eiern, mitten zwischen diesen fand ich aber den Zapfen, und zwar in seiner vollen Größe, ohne alle Anzeichen einer Rückbildung oder eines Schwindens. Auch hier hatte ich den Zapfen jedoch nur bemerken können, weil ich beim Entfernen der Wohnröhre die Cuticula des Brutraumes zerrissen und die Eier, die den Zapfen sonst verdecken, teilweise herausgedrückt hatte. Ich machte auch hier die Probe mit HCl. Die Deckelplatte und mit ihr der Zapfen lösten sich, seine Kontur blieb aber auch hier erhalten, ein Beweis für das Vorhandensein der zweiten, vom Epithel ausgeschiedenen Cuticula, die die kalkigen Teile innen umgibt. Nun einmal aufmerksam geworden, sah ich den Zapfen öfter, besonders in solchen Deckeln, welche nur wenige Eier, und diese in den ersten Furchungsstadien, enthielten, und die daher nicht allzu undurchsichtig waren. Ein solches Operculum zeigt uns Fig. 6 im optischen Durchschnitte. In der größeren Anzahl der Fälle aber findet sich tatsächlich keine Spur des Zapfens. Die Erklärung dieser Verschiedenheit wird uns erst das Folgende geben können. Wir wollen zunächst die weiteren Veränderungen verfolgen, welche das Operculum erleidet.

Das Freiwerden der Embryonen.

Bezüglich der Art, wie die Embryonen, nachdem sie im Brutraum ihre Entwicklung bis zu einem gewissen Grade vollendet haben, aus diesem entlassen werden, schreibt PAGENSTECHER, der auch hier der Wahrheit sehr nahe gekommen ist: »Soll ich eine Vermutung über den nicht faktisch beobachteten Austritt der Embryonen aus dem Deckel machen, so glaube ich, daß der Deckel selbst entweder abfällt, oder sich lüftet, um die Brut auszulassen. Weil ich Tiere mit sehr dünnem, rudimentärem Deckel gefunden habe, glaube ich eher das erstere« (S. 495). Andre Vermutungen stellt DE SAINT JOSEPH auf: »Y a-t-il (les embryons) sur les côtés de l'opercule, au-dessous de la plaque operculaire, un pore dilatable par lequel ils s'échappent, ou bien soulèvent ils la plaque come un couvercle? C'est ce dont je ne puis pas bien me rendre compte« (S. 352). Demgegenüber kann ich konstatieren, daß bezüglich der Art, wie die Embryonen frei werden, kein Zweifel besteht, da der Vorgang nicht allzu selten beobachtet werden kann. Hierbei spielt die kalkige Deckelplatte allerdings keine Rolle. Die Embryonen werden vielmehr aus dem Brutraum in der Weise entlassen, daß die Seitenwand der Bruthöhle, also die Cuticula, zerreißt, wodurch es den Embryonen ermöglicht wird, durch diesen Riß herauszuschwimmen. Daß DE SAINT JOSEPH dies nicht als die naheliegendste Möglichkeit erkannt hat, erklärt sich wiederum daraus, daß er eben die Embryonen nicht unter der Cuticula, sondern in der Ampulle selbst, also in der Leibeshöhle (!) glaubte, wobei dann allerdings die Frage nach dem Freiwerden derselben zu einem Problem werden kann.

Dieser beim Entlassen der Embryonen entstehende Riß der Cuticula ist nun allerdings kein willkürlicher, von Zufälligkeiten abhängiger, er entsteht vielmehr gesetzmäßig immer in derselben Weise. Der Riß erfolgt immer an der gleichen Stelle, und zwar so, daß die den Brutraum bildende Cuticula am Rande der eingestülpten Ampulle, also dort, wo das Epithel derselben die Cuticula freigibt, längs des Ampullenrandes quer über das Operculum durchreißt. Jedoch erfolgt das Durchreißen zunächst nicht längs der ganzen Peripherie, sondern auf der konkaven Seite, und wiederum konstant auf dieser, reißt die Cuticula vorderhand nicht durch, hier bleibt vielmehr ihr Zusammenhang mit der Ampulle, bzw. mit der neu gebildeten Cuticula der Ampulle gewahrt. Die alte abgerissene Cuticula — mitsamt der Deckelplatte natürlich —, welche bereits einmal als Brutraum fungiert hat, bleibt so am Operculum hängen (Fig. 2, 4 u. 9).

Zugleich stülpt sich aber nun die Ampulle wieder aus, nachdem sie ja durch das erfolgte Ausschwärmen der Embryonen den hierzu nötigen Raum wieder findet, und kehrt so in ihre alte Lage zurück. Daß das Epithel der Ampulle während der Zeit, da diese zurückgezogen am Grunde des Brutraumes den Schutz der alten, nunmehr als Brutraum fungierenden Cuticula genoß, bereits eine neue Cuticula ausgeschieden, und ebenso mit der Ausscheidung des Kalkes der neuen Deckelplatte begonnen hat, sahen wir bei der Bildung der »Fußplatte« LANGERHANS, der »plaque basale calcaire« CAULLERY und MESNILS u. a.

Es ist also die wieder ausgestülpte Ampulle befähigt, ihrer früheren Funktion, dem Schutze des Tieres und dem Verschluß der Wohnröhre wieder gerecht zu werden. Freilich ist die Kalkausscheidung im Momente der Ausstülpung noch nicht vollendet, der Deckel daher noch nicht zu seiner vollen Stärke gelangt. Es mag somit der noch anhängende, alte Brutraum immer noch als ein gewisser Schutz für den neuen Deckel nicht belanglos sein. Diese anhängende Haut wird, wie es scheint, gelegentlich, bald früher, bald später, völlig abgeworfen.

Entstehung des neuen Brutraumes und seine Verschiedenheit vom ersten.

Die Form der Kalkausscheidung, welche zur Bildung der neuen Deckelplatte, und im weiteren zur Entstehung eines neuen Brutraumes führt, ist nun eine andre als das erstemal bei der Anlage des Deckels beim jungen Tiere. Es unterbleibt nämlich bei dieser zweiten Bildung sowie den später folgenden Bildungen der kalkigen Teile die excentrisch gelegene Verdickung der Deckelplatte, welche zur Bildung des Deckelzapfens geführt hat. Der Zapfen fehlt also, und wir haben nur mehr eine einfache, noch näher zu beschreibende Deckelplatte vor uns (Fig. 2, 3 u. 4).

Die Form dieser neugebildeten kalkigen Teile ist nun etwas verschieden bei den beiden untersuchten Species. Bei *Spirorbis pusillus* beschränkt sich die Kalkausscheidung alleinig auf die Deckelplatte. Hier bildet sich eine linsenförmige, d. h. in der Mitte am stärksten ausgebildete Kalkplatte, welche Verstärkung in der Aufsicht als dunkler Fleck erscheint. Ebenso scheint der Rand der mitunter sogar etwas auf die Seitenwände übergreifenden Deckelplatte etwas verstärkt zu sein (Fig. 2 u. 4). An den Seitenwänden selbst findet sich bei *Spirorbis pusillus* kein Kalk, wie überhaupt die Verkalkung hier nicht mehr den Umfang erreicht wie im Ausgangsstadium mit dem Zapfen.

Bei *Spirorbis corrugatus* bildet sich eine im allgemeinen konkave, in der Mitte aber linsenförmig konvexe Deckelplatte. Außerdem aber scheiden die Seitenwände der Ampulle hier Kalk aus, und es entsteht so ein kalkiger Hohlcylinder rings um diese. Diese laterale Kalkausscheidung beginnt aber allem Anscheine nach erst nach dem Ausstülpen der Ampulle in ihr früheres Verhältnis, und ist besonders gut dann zu sehen, wenn sich abermals ein Brutraum im Operculum gebildet hat (Fig. 3). Diesen von einer Kalkschicht umgebenen Brutraum hat LANGERHANS gesehen, und als charakteristisch für *Spirorbis corrugatus* angeführt; er schreibt: »Das Operculum hat in seiner äußern Hülle (!) eine poröse Kalkschale, die leicht in faßdaubenähnliche Stücke zerbricht und bisweilen die ganze Bruthöhle umgibt (Fig. 43 *b*)« (S. 124). Dies ist richtig bis auf die Porosität. Dasselbe haben CAULLERY und MESNIL gesehen: »Chez l'adulte, on trouve en outre une plaque basale calcaire; entre les deux plaques, se développe une surface cylindrique, formée d'un calcaire criblé de pores renferment des bulles gazeuses (Fig. 7 *a*)« (S. 200). — Was die Basalplatte anbelangt, so haben wir dieselbe bereits als die neue Deckelplatte erkannt. Die Poren aber sind nichts andres als die bereits erwähnten kleinen Warzen der Cuticula. Da eben die Cuticula über diesem Kalkcylinder liegt, so erscheinen auch die Wärzchen als helle, d. i. stark lichtbrechende Punkte, und zwar hier auffallender als in den andern Stadien, wo die Epithelzellen unter der Cuticula liegen.

Der physiologische Vorgang bei der Kalkausscheidung aber ist hier ganz derselbe wie wir ihn früher besprochen haben. Auch hier wird die Kalkschicht außen und innen von einer Cuticula bedeckt. Besonders gut sehen wir dies an Schnitten durch entkalkte Objekte, wo dann die Cuticula als eine doppelte erscheint.

In Fig. 4 ist ein Operculum von *Spirorbis pusillus* abgebildet, bei welchem sich die Ampulle wieder vollständig ausgestülpt hat, nachdem die Embryonen aus dem zunächst anhängenden alten Brutraum (*br*$_2$) entlassen sind. Wenn ich das Ausgangsstadium des Operculums, also das mit dem Zapfen versehene, als Stadium I (Fig. 1) bezeichne, das Operculum mit zurückgedrängter Ampulle und mit Embryonen unter der Cuticula (Fig. 2 u. 3) als Stadium II, so bezeichne ich dieses kurzweg als Stadium III. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß dies auch die einzige natürliche Folge ist. Es folgt vielmehr auf das Stadium III wieder ein Stadium II, und so wiederholen sich diese beiden letzteren des öftern. Das Stadium I als Jugendstadium aber, folgt begreiflicherweise nicht mehr.

Mehr noch als im Ausgangsstadium (I) erscheint uns nun der Deckel hier im Stadium III in seiner einfachen Gestalt als eine auf einem Stiel sitzende, von Epithel gebildete Blase, welche ihrer Funktion entsprechend eine starke Cuticula, an ihrem äußersten Teile aber — bei *Spirorbis corrugatus* auch auf den Seitenwänden — zur Verstärkung derselben noch Kalk ausgeschieden hat.

Oben, dort wo das Epithel der Seitenwände in das der Deckelplatte übergeht, sehen wir wieder jenen Kranz stärker erscheinenden Epithels (Fig. 4 *ue*), welcher auf dieselbe Weise zu erklären ist wie in den andern Stadien. Im übrigen klärt uns ein Längsschnitt (Fig. 9), welcher durch den Deckel von *Spirorbis pusillus* auf diesem Stadium in derselben Richtung wie früher geführt ist, völlig auf. Die einfachen Verhältnisse, die wir hier sehen, erklären sich eigentlich von selbst. Wir sehen die vom Epithel gebildete, vom Cölomepithel ausgekleidete Ampulle, oben die Form der Kalkausscheidung, die obere Cuticula, und die untere, neu gebildete. Der Kalk selbst ist auch hier entfernt. Dem Deckel anhängend ist hier ein alter Brutraum (*br*) geschnitten, der demselben Stadium entspricht und die Verhältnisse der Cuticula in klarer Weise zeigt.

Dieses Stadium III ist nicht so häufig anzutreffen als die beiden andern, denn die ältern geschlechtsreifen Tiere haben eben meist Embryonen im Operculum, in welchem Falle dann die Ampulle eben eingestülpt ist. Es ist aber anderseits nicht zu selten, und es scheint demnach immerhin von dem Momente, da die Embryonen entlassen werden und die Ampulle sich ausstülpt, bis zur abermaligen Aufnahme von Embryonen und neuerlichen Einstülpung der Ampulle einige Zeit zu vergehen, während welcher eben das Operculum dieses Stadium zeigen muß. Mitunter fand ich dieses Stadium sogar verhältnismäßig häufig, und es ist nicht ausgeschlossen, daß diesbezüglich eine gewisse Periodizität herrsche.

In der Literatur finde ich trotzdem davon keine sichere Erwähnung. Es ist immer nur vom Operculum geschlechtsunreifer Tiere, welches eben durch den Zapfen charakterisiert ist und von dem mit Embryonen gefüllten, entsprechend modifizierten Deckel die Rede, als ob bei geschlechtsreifen Tieren gar nichts andres vorkäme. Oder sollte PAGENSTECHER dies im Auge haben, wenn er, wie oben zitiert, von Tieren »mit sehr dünnem rudimentären Deckel« spricht, oder CAULLERY und MESNIL, wenn sie von einer Rückbildung des Zapfens bis zu dessen völligem Schwinden sprechen? Aus diesem Stadium bildet sich nun abermals der Brutraum, und zwar in ganz derselben Weise. Die Ampulle löst sich von der Cuticula los und zieht sich zurück, zwischen ihr und der Cuticula finden wir abermals Eier bzw. Embryonen. Die Verschiedenheit des Brutraumes aber, wie wir sie früher konstatierten, in dem Sinne, daß sich in einer Anzahl von Fällen in demselben der Zapfen finde, und zwar ohne Anzeichen einer Rückbildung, während er in der größeren Anzahl fehlt, diese Verschiedenheit ist damit eigentlich schon erklärt. Die als Brutraum fungierende Cuticula mit ihren Kalkteilen ist verschieden, d. h. wir finden den Zapfen oder nicht, je nach dem Stadium, in welchem diese Cuticula abgeschieden wurde. Der Brutraum enthält den Zapfen, wenn er aus dem Stadium I gebildet wurde, oder deutlicher, wenn es der erste Brutraum ist, welchen das zur Geschlechtsreife gelangte Tier überhaupt bildet, oder der Zapfen fehlt, dafür haben wir die andre Form der Verkalkung — die verkalkten Seitenwände bei *Spirorbis corrugatus* —, wenn der Brutraum die Cuticula und der zugehörige Kalk des Stadiums III ist, wenn also das Tier seine erste Sexualperiode bereits hinter sich hat, und der gegenwärtig vorhandene Brutraum mindestens der zweite im Leben des Individuums gebildete ist. Im ersteren Falle haben wir also das Bild wie in Fig. 6 vor uns, im andern Falle wie in Fig. 2 für *Spirorbis pusillus* oder Fig. 3 für *Spirorbis corrugatus*. Im Schnitte auf Fig. 7 sehen wir, obwohl der Kalk entfernt ist, daß es sich um einen Deckel von *Spirorbis pusillus* handelt, und zwar nicht im Stadium des ersten Brutraumes, sonst müßte die den Zapfen umgebende Cuticula erhalten sein. Wir sehen aber nur die der einfachen Deckelplatte entsprechende doppelte Cuticula oben. Bei einem im übrigen ganz gleichen Schnitt von *Spirorbis corrugatus* würden wir auch an den Seitenwänden eine doppelte Cuticula sehen.

Sehr günstig für die Erkennung der vorliegenden Verhältnisse sind die alten, außer Funktion getretenen cuticularen Bruträume, wenn dieselben am Operculum hängen bleiben. Sie sind es, welche mir das richtige Verstehen all dieser ziemlich komplizierten Verhältnisse sehr erleichtert, wenn nicht gar ermöglicht haben. Ein Operculum, welchem alle diese alten Bruträume noch anhängen, trägt in der Tat seine Lebensgeschichte mit sich herum, und wir brauchen sie nur abzulesen. So sehen wir z. B. an Fig. 2, daß das Tier, von welchem das Operculum stammt, jetzt zum zweiten Male zur Entwicklung von Embryonen geschritten ist, denn der alte, noch daran hängende Brutraum hat den Zapfen, ist also der erste des betreffenden Tieres. Der mit dem Deckel in Fig. 9 geschnittene alte Brutraum hatte keinen Zapfen, ist also mindestens der zweite des betreffenden Tieres. In Fig. 4 endlich sehen wir oben den ersten Brutraum mit dem Zapfen und darunter den zweiten ohne Zapfen, das Tier hat also zwei Sexualperioden hinter sich.

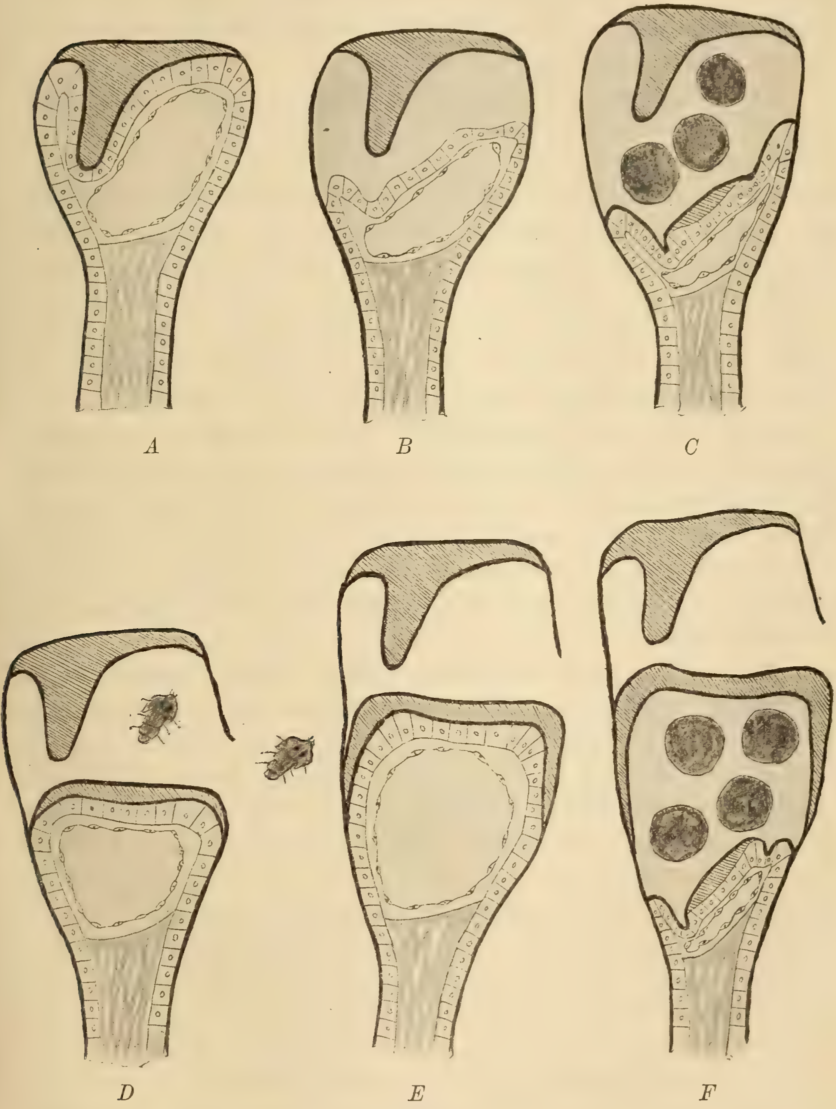
Unter den zahlreichen Tieren, welche ich untersuchte, fand ich eines, welches drei solche alte Bruträume anhängen hatte, und zwar enthielt der älteste den Zapfen, war also der erste. Der Deckel selbst befand sich im Stadium III, enthielt also keine Embryonen. Daraus kann ich nur den Schluß ziehen, daß sich die Brutpflege im Leben ein und desselben Tieres mindestens dreimal wiederholen kann. Vielleicht wiederholt sie sich öfter, vielleicht auch nicht bei allen Individuen gleich oft.

Alle diese Schlüsse gelten nun allerdings nur dann, wenn eine Bedingung zutrifft, auf die wir später noch zurückkommen werden, wenn nämlich alle diese anhängenden Cuticulae wirklich einmal als Brutraum in Verwendung standen.

Schematische Darstellung der Veränderungen des Operculums bei der Brutpflege.

Es dürfte angezeigt sein, wenn wir, bevor wir einige andre Fragen diskutieren, das bisher Gesehene in ganz gedrängter Form an der Hand von schematischen Bildern wiederholen, um so eine klare Übersicht über die besprochenen Verhältnisse zu gewinnen. Den Schematen sind die Verhältnisse bei *Spirorbis corrugatus* zugrunde gelegt.

Fig. *A* in Textfig. 1 zeigt uns das Anfangsstadium. Das Epithel hat allseits eine Cuticula ausgeschieden; das die Ampulle oben abschließende Epithel jedoch zuerst eine Cuticula, welche zu äußerst liegt, dann den Kalk in der beschriebenen Weise, so daß der Zapfen entstand, und schließlich wieder eine Cuticula, welche die Deckelplatte und den Zapfen unten umkleidet. In *B* hat sich das Epithel losgelöst und zieht sich zurück. Die von ihm gebildete Cuticula und der Kalk bleibt stehen, die Ampulle stülpt sich ein. Zwischen ihr und der kalkigen Deckelplatte entsteht so der Brutraum, in den in *C* die Eier eingedrungen sind. Der Brutraum hat sich hier auf Kosten der Ampulle vergrößert,



Textfig. 1.

Die Cuticula als starke Kontur gezeichnet, der Kalk schraffiert.

diese ist eingestülpt und an die Wand gedrückt, ihre Epithelien liegen teilweise aufeinander. Nach außen aber, wo es sich von der alten Cuticula losgelöst hat, hat das Epithel bereits eine neue Cuticula gebildet, das Deckelepithel der Ampulle aber hat bereits mit der Kalkausscheidung für die neue Deckelplatte begonnen.

Die Embryonen haben sich entwickelt, die den Brutraum bildende Cuticula reißt, wie früher beschrieben, durch, die Embryonen treten aus. Gleichzeitig stülpt sich die Ampulle aus (*D*). Vollständig ausgestülpt sehen wir sie in *E*. Hier ist nicht nur die kalkige Deckelplatte vollendet, indem die bereits in *C* begonnene Kalkausscheidung fortgesetzt wurde, sondern auch die Seitenwände haben durch Kalkausscheidung, ebenfalls unter der Cuticula, den Kalkcylinder gebildet. Unter dieser die »Blase« umziehenden Kalkschicht, hat sich auch die zweite Cuticula bereits gebildet. Es erübrigt nun nur, daß sich das Epithel der Ampulle wie das erstemal zurückzieht, und es können in den so entstandenen neuen Brutraum wieder Eier aufgenommen werden (Fig. *F*). Das zurückgezogene Epithel bildet wie früher wieder eine Cuticula und eine Deckelplatte. Die Cuticula des Brutraumes reißt an derselben Stelle wie früher durch, die Embryonen treten aus, und die Ampulle stülpt sich aus. Die folgenden Bruträume gleichen dem in *F* dargestellten, und entstehen auf dieselbe Weise, d. i. durch dieselbe Art der Kalkausscheidung wie dieser.

Im Hinblick auf dieses wechselnde Bild, welches uns der Deckel ein und desselben Tieres bieten kann, ist mir wohl die Bemerkung gestattet, daß die hohe systematische Bedeutung, welche CAULLERY und MESNIL diesem Organ zuschreiben, eine gewisse Einschränkung erfährt. Der Deckel ist für die Bestimmung der Species wohl nur dann geeignet, wenn eine genügende Anzahl des zu bestimmenden Tieres vorliegt. Das Merkmal versagt ganz, oder was noch schlimmer ist, es kann auf Irrwege leiten, wenn nur wenige Exemplare zur Verfügung stehen. Tatsächlich finden wir auch in der Literatur bei den Speciesbeschreibungen im einen Falle nur das Operculum des jungen Tieres, im häufigeren Falle das mit Embryonen gefüllte beschrieben.

Wie gelangen die Eier in den Brutraum?

Diesbezüglich schreibt PAGENSTECHER: »Über die Art, wie die Eier in den Deckelstiel gelangen, wäre es allerdings leichter sich eine Vorstellung zu machen, wenn sie in der centralen Höhle lägen; sie könnten dorthin direkt aus dem Hohlraum des Körpers gelangen. Wir müssen, wie es mir scheint, jedoch annehmen, daß die Eier am Mittelleibe den

Körper verlassen, aber nur bis unter eine feine, überziehende strukturlose Chitinhaut gelangen und unter dieser bis zum Deckel hingleitend, unter diesem sich sammeln, die weiche Haut zurückdrängen und einstülpen und so sich diesen Brutraum schaffen. ... Es wäre endlich auch denkbar, daß die Eier vollkommen geboren worden wären und nun ganz von außen sich unter dem Deckel in dessen Stiel eine Grube bildeten, welche durch ein abgeschiedenes Secret zum geschlossenen Sacke umgestaltet würde, aber es fehlt jeder Anhalt dafür in den gewonnenen Bildern« (S. 495). Trotzdem verficht CLAPARÈDE (1870) die Ansicht, daß die Eier durch den Stiel in den Brutraum gelangen, weil er eben nicht beachtet, daß die Eier nicht in der Ampulle, sondern nur unter der Cuticula liegen, er sagt: »La migration des œufs mûrs, jusque dans l'opercule, a indubitablement lieu à travers le thorax« (S. 159). Im Anschluß daran erwähnt er nun die »Dicke Platte«, »épaisse paroi«, welche, wie er meint, den Hohlraum (!) des Stieles von dem des eigentlichen Operculums trennt. Diese »épaisse paroi« erkannten wir früher als unsre eingestülpte Ampulle, welche allerdings zwischen Stiel und Brutraum liegt (Fig. 2, 3, 6 u. 7). Diese »paroi« stand nun seiner Annahme von der Wanderung der Eier durch den Stiel im Wege, weshalb er folgende weitere Annahme machen mußte: »Cette paroi est elle percée d'une ouverture très-dilatable, ou se résorbe-t-elle à certaines époques? C'est ce que je ne saurais dire« (S. 159). Dieser Idee von der Wanderung der Eier durch den Stiel ist sodann MEYER 1888 entgegengetreten, indem er darauf hinweist, »daß ja die Geschlechtsprodukte im Abdomen sich bilden, und durch die ganze Reihe der vorliegenden Dissepimente vom Cölom des Kopfmundsegmentes geschieden sind« (S. 619). Zugleich schließt sich MEYER der Ansicht PAGENSTECHERS an, daß die Eier von außen in den Brutraum gelangen müssen.

Trotzdem konnte sich DE SAINT JOSEPH von der Ansicht CLAPARÈDES von der Wanderung der Eier durch den Stiel nicht frei machen, weil eben auch er, wie wiederholt erwähnt, die Eier in der Ampulle liegend annahm: »Le pédoncule de l'opercule me paraît creux et en communication avec la cavité du corps; mais ce canal pédonculaire est séparé de la cavité operculaire par une plaque calcaire (?) grise, inclinée obliquement, qui se soulève peut-être pour laisser passer les œufs dans la cavité operculaire« (S. 352). Bei LANGERHANS sowie bei CAULLERY und MESNIL finden wir bezüglich dieser Frage keine Bemerkung.

Die Wanderung der Eier durch den Stiel erscheint nun nach allem, was wir bisher gesehen, vollkommen ausgeschlossen. Außer dem von MEYER hervorgehobenen Einwand, des Dazwischenliegens einer großen Anzahl von Dissepimenten, steht dem entgegen, daß der Stiel eben nicht hohl ist, wie die Vertreter dieser Theorie, CLAPARÈDE und DE SAINT JOSEPH, annehmen mußten, sondern wie wir gesehen, in seiner Gänze erfüllt ist mit Muskeln; vor allem aber der eine Umstand, daß eben die Eier nicht in der Ampulle, sondern unter der Cuticula derselben liegen, daß sie also, auch wenn sie durch den Stiel gelangten, immer erst im Cölom wären und um in den Brutraum zu gelangen nun erst geboren werden müßten (!). Die Ansicht verdankt ihre Entstehung ja überhaupt nur der Verwechslung des Brutraumes mit der Ampulle und fällt mit der Erkenntnis der tatsächlichen Verhältnisse eigentlich von selbst.

Es bleibt also nur die Annahme PAGENSTECHER-MEYER, daß die Eier von außen in den Brutraum gelangen, also zuerst geboren werden. Die andre Möglichkeit, die PAGENSTECHER erwähnt, daß nämlich die Eier nur bis unter die Cuticula gelangen und nun unter dieser von ihrer Bildungsstätte im Abdomen bis in den Deckel hineingleiten, hat wohl von vornherein wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Auch hätte ich dann bei der großen Anzahl von Tieren, welche ich untersuchte, wohl einmal ein Ei auf dieser Wanderung antreffen müssen, was mir nicht gelungen ist. Abgesehen davon, wäre ja auch die Möglichkeit einer Fremdbefruchtung ausgeschlossen.

Der Vergleich mit andern Spirorben, nämlich mit solchen, bei welchen die Eier nicht im Brutraum des Deckels, sondern in der Wohnröhre, an die Wand derselben angeklebt, ihre Entwicklung durchmachen, spricht ebenfalls dafür, daß die Eier auch in unserm Falle vollkommen geboren werden. Damit sind wir nun allerdings vor eine andre Frage gestellt, nämlich, wie die Eier geboren werden. PAGENSTECHER und MEYER (1888) glaubten auf dem bei den Anneliden gewöhnlichsten Wege, durch die abdominalen Nephridien. Dem stünde ja nichts entgegen, wenn das Tier größer, bzw. die Eier kleiner wären, mit einem Worte, wenn wir das nämliche Verhältnis zwischen Tier und Eiern hätten, wie bei den größeren Formen der Serpuliden. Betrachten wir aber eine unsrer Spirorben, welche reife Eier im Abdomen trägt, so sehen wir, daß das ganze entsprechende Segment nur drei bis vier reife Eier zu fassen vermag; diese sind infolge ihres Dotterreichtums so groß, daß sie die ganze Leibeshöhle ausfüllen, eben noch Platz für den Darm lassen und die Körperwand selbst mehr oder weniger weit, oft sehr bedeutend, auszuweiten gezwungen sind. Zudem gelang es mir ebensowenig wie PAGENSTECHER, weder am lebenden Objekte — auch Vitalfärbung versuchte ich — noch an Schnittserien auch nur eine Spur dieser abdominalen Nephridien bzw. von Geschlechtsausführungsgängen, die auf solche Nephridien zurückzuführen wären, zu finden. Ich wage die Frage, wie die Eier geboren werden, nicht zu entscheiden. Man wird aber unwillkürlich beim Anblicke der mit Eiern »zum Platzen« angefüllten Segmente verleitet, anzunehmen, daß die Eier (auch das Sperma?) wirklich durch Zerreißen, der an dieser Stelle ohnehin dünnen Leibeswand ins Freie, bzw. in die Wohnröhre gelangen. Daß dieser Fall unter den Anneliden nicht allein dastünde ist erst kürzlich wieder durch die Arbeit HEMPELMANNS 1906 gezeigt worden, der für *Polygordius* ein ähnliches Verhalten wahrscheinlich gemacht hat, wie das am »Palolowurm« entdeckte. Wenn in diesen Fällen gleich eine ganze Anzahl von Segmenten, die die Geschlechtsprodukte führen, völlig abgeworfen werden, warum sollte es uns besonders in Erstaunen versetzen, wenn hier bei *Spirorbis* die Geschlechtsprodukte durch einen Riß in der Leibeswand der Genitalsegmente frei würden, einen Riß, der überdies das Tier, das ja geschützt in einer Kalkröhre lebt, nicht allzu sehr zu Schaden bringen dürfte. Jedenfalls wäre in dieser Frage noch weitere Untersuchung nötig.

Nachdem wir im vorausgehenden das Hineingelangen der Eier von außen als die einzige Möglichkeit erkannt haben, müssen wir nun am Brutraum oder in dessen Nähe am Deckel nach einer Stelle suchen, die für das Hineingelangen der Eier in den Brutraum geeignet erscheint.

Im vorausgehenden haben wir den Deckel allseits mit einer Cuticula bekleidet gefunden, und ich konnte in der Tat eine Öffnung in derselben nicht nachweisen. Der Annahme PAGENSTECHERS und MEYERS, daß die Eier in dem Deckel »eine Grube bildeten, welche dann durch ein ausgeschiedenes Secret zum geschlossenen Sacke umgestaltet würde«, steht der tatsächliche Befund gegenüber, daß die Wand des Brutraumes wirklich auf allen Seiten die Cuticula und nicht ein von irgendeinem Secrete gebildetes Häutchen ist. Haben wir doch speziell bei *Spirorbis corrugatus* die Struktur dieser Cuticula auf der Wand des Brutraumes wiedergefunden. Dieser erscheint uns somit als ein allseits von der Cuticula gebildeter Sack. Diese Cuticula ist aber bei allen Spirorben oben an der Deckelplatte, mitunter aber auch an den Seitenwänden, durch ausgeschiedenen Kalk verstärkt. Deckelplatte und Seitenwände des Brutraumes selbst, kommen also auch nicht in Betracht.

Das Rätsel löst sich auf die ungezwungenste Weise, wenn wir uns daran erinnern, wie die Embryonen frei werden. Wir haben gesehen, daß der Riß in der Cuticula ein gesetzmäßiger, immer gleich verlaufender ist, und stets dort entsteht, wo das eingestülpte Ampullenepithel sich von der Cuticula abhebt, um die neue Cuticula für den nächsten Brutraum zu bilden. An der wieder ausgestülpten Cuticula sehen wir diese Stelle häufig als Kontur erhalten (Fig. 4). Der Riß erfolgt stets an der gleichen Stelle, diese Stelle scheint also zum Abreißen prädestiniert; wir haben in ihr einen Locus minimae resistentiae vor uns. Erst nachdem ich alle andern Möglichkeiten ausgeschlossen sah, legte ich mir die Frage vor, ob denn die Eier nicht vielleicht auf demselben Wege hineingelangen, den die Embryonen zu ihrem Austritte benützen. An der betreffenden Stelle eine besondere Zartheit oder andre Beschaffenheit der Cuticula nachzuweisen, dürfte wohl sehr schwer fallen, bei der Zartheit der Cuticula überhaupt, und bei dem Umstande, daß eventuell an dieser Stelle beobachtete tatsächliche Risse immer in den Verdacht kommen müssen, bloß infolge des Konservierens und Schneidens entstandene Artefakte zu sein. Ich sah tatsächlich, vorzugsweise am lebenden Objekt, einigemal an eben dieser Stelle die Cuticula um den Grund der Ampulle durchgerissen und vom Epithel wie ein Kragen abstehen, bzw. das Epithel von ihr zurückgetreten. Ich will aber nicht behaupten, daß ich hier tatsächlich die Vorbereitung für die Eiaufnahme vor mir sah. Es können diese Risse ebensogut infolge der Mißhandlung des Tieres beim Entfernen der Wohnröhre entstanden sein. Jedenfalls aber spricht auch diese Beobachtung dafür, daß hier tatsächlich eine schwache, leicht zerreißbare Stelle der Cuticula vorliegt. Abgesehen davon, daß nach all dem vorausgehenden diese Erklärung als die einzig mögliche übrig bleibt, scheint sie mir auch die ungezwungenste, jedenfalls ungezwungener als all die früheren.

Nehmen wir einmal an, der Riß, durch den später die Embryonen frei werden, entstehe schon früher, vielleicht in dem Momente, in welchem sich das Epithel der Ampulle zurückzieht um den Brutraum zu schaffen. Die Eier sind aus dem Körper ausgetreten und liegen, wie bei allen Spirorben, in der Wohnröhre. Es unterliegt nun gar keiner besonderen Schwierigkeit, anzunehmen, daß bei einem Zurückziehen des Deckels, welches Zurückziehen sehr häufig und mit einem Ruck erfolgt, die Eier durch diesen Riß in den Brutraum schlüpfen oder hineingepreßt werden, wobei sie das Epithel, das dem Riß innen anliegt, etwas zurückdrängen. Daß das zurückgezogene Epithel während der Incubation der Eier im Brutraume eine neue Cuticula ausscheidet, haben wir gesehen. Ob sich nun hierbei der Riß wirklich schließt, oder ob derselbe erhalten bleibt und nur durch das fest anliegende Epithel, bzw. die von diesem neu gebildete Cuticula geschlossen erhalten wird, mag dahingestellt bleiben. Tatsächlich wird ja das Epithel fest anliegen, weil die also zurückgedrängte, eingestülpte Ampulle, eine gewisse Expansionskraft immerhin haben mag. Beim Freiwerden der Embryonen wird der Riß der Cuticula dann definitiv, und ihr Zusammenhang mit der Ampulle endgültig aufgehoben.

Für die Wahrscheinlichkeit dieser Erklärung spricht schließlich auch der Umstand, daß es mir nicht gelang, das Eindringen der Eier in den Brutraum tatsächlich zu sehen, trotzdem ich nichts unversucht ließ. Es läßt dies wohl den Schluß zu, daß sich der Vorgang dann abspielt, wenn der Deckel zurückgezogen ist, und daß er sich sehr rasch abspielt. Im andern Falle hätte ich doch einmal ein Ei auf der Wanderung irgendwo am Deckel oder am Stiele antreffen, oder eine Andeutung des Vorganges wahrnehmen müssen, wie ihn Pagenstecher und Meyer annimmt, das Bilden der Grube und nachträgliche Schließen derselben durch ein Secret. Ich sah aber nichts, was auch nur entfernt darauf hindeuten könnte. Habe ich so den Beweis für diese Annahme mehr auf negativem Wege zu erbringen versucht, so werden wir am Schluß unsrer Untersuchung auch noch einem positiven Beweis hierfür begegnen.

Die Bedeutung der kalkigen Teile des Deckels und ihrer Veränderung bei der Brutpflege.

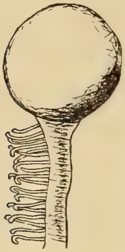
Trachten wir nun, uns auf Grund der bisher gefundenen Verhältnisse die Antwort auf eine eingangs gestellte Frage zu geben, nämlich nach der Adaption des Deckels speziell für die Brutpflege.

Gleich eingangs, bevor wir auf die Details des *Spirorbis*-Deckels eingegangen, hatten wir auf die Ursprünglichkeit der Verhältnisse hingewiesen, indem wir auf die Ähnlichkeit des *Spirorbis*-Deckels mit dem von *Apomatus* hinwiesen, welcher wohl die ursprünglichste Deckelform bei den Serpulaceen ist. Bei *Apomatus* übernimmt eine auf einem Stiele, welcher wie die übrigen Kiemenstrahlen noch die Fiederchen trägt, sitzende Blase die Funktion eines Deckels. »Diese Blase«, schreibt Örley (1884) weiter, »wird schon bei *Apomatus* von einer ziemlich festen und resistenten Cuticula überzogen, die den äußern Einflüssen gut zu widerstehen vermag«. Die Abbildung, die Örley hierzu gibt (Taf. XIII, Fig. 29), habe ich in schematischer Form wiedergegeben (Textfig. 2).

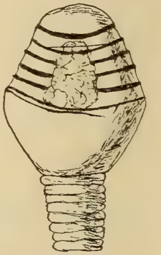
In der zweckmäßigen Ausbildung weiter geschritten finden wir diese Blase bei gewissen Vermilien. So ist ein sehr treffendes Beispiel der Deckel von *Vermilia pluriannulata* Moore; den Deckel gebe ich nach der Abbildung von Moore 1904 in Textfig. 3 wieder.

Eine Differenzierung der einfachen Blase, wie wir sie bei *Apomatus* sehen, hat hier in dem Sinne Platz gegriffen, als bereits die äußere Hälfte der Blase ungleich, d. i. fester geworden ist. Dieselbe hat ja den Verschluß der Wohnröhre zu besorgen und bleibt allen äußern Einflüssen allein ausgesetzt. Moore schreibt: »The body of the operculum is divided into two nearly equal halves, the proximal of which is soft and longitudinally wrinkled, with a delicate chitinous enclosing membrane, the distal very firm and chitinous, marked by 6 very narrow dark chitinous annular thickenings which have a slightly excentric arrangement« usw. (S. 171).

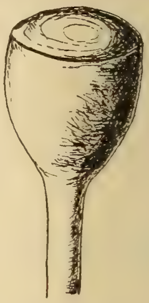
Auch hat dieser äußere Teil außer der cuticularen Verkalkung hier bereits durch ausgeschiedenen Kalk seine Festigkeit erhöht. Ein Rest — so glaubt Moore — dieser Kalkinkrustation findet sich in der Zeichnung angedeutet. Ganz ähnlich scheinen mir die Verhältnisse bei der ebenfalls von Moore zuerst beschriebenen *Vermilia ctenophora* Moore.



Textfig. 2.
Schematisiert nach Örley.



Textfig. 3.
Nach Moore.

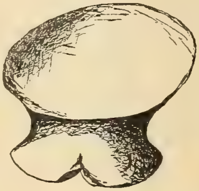


Textfig. 4.
Nach Langerhans.

Bei andern Vermilien und ihnen nahestehenden Gattungen sind die Verhältnisse im wesentlichen bereits so, wie wir sie bei *Spirorbis* sehen, indem es schon zur Bildung einer, wenn auch vorderhand erst einfachen und dünnen kalkigen Deckelplatte gekommen ist. Solches finden wir beispielsweise bei der früher erwähnten *Vermilia polytrema* Philippi, ferner sehr deutlich bei *Placostegus tricuspidatus* Soverby. Den Deckel der letzteren gibt die nach der Arbeit von Langerhans schematisierte Zeichnung, Textfig. 4, wieder.

Gehen wir noch einen Schritt weiter, so kommen wir zu *Spirorbis*, bei welcher die Verkalkung in einer sehr zweckentsprechenden Weise weitergeschritten ist, indem sich eine bereits sehr starke kalkige Deckelplatte gebildet hat, welche nach unten in Form eines Zapfens eine weitere Verstärkung erfahren hat. Inwiefern allerdings die lokal gesteigerte Kalksecretion, welcher der Deckelzapfen seine Entstehung verdankt, für diese Verstärkung des äußern Teiles des Deckels zweckmäßig ist, dies dürfte zunächst schwieriger anzugeben sein. Die Bedeutung des Zapfens erscheint uns vielleicht im richtigen Lichte, wenn wir seine Ausbildung nicht nur bei den vorliegenden Arten, sondern bei verschiedenen *Spirorbis*-Arten verfolgen, was uns durch die Monographie von Caullery und Mesnil, welche zahlreiche Abbildungen der kalkigen Teile des Deckels der verschiedensten *Spirorbis*-Arten geben, wesentlich erleichtert wird.

Daraus ersehen wir nun, daß der Deckelzapfen, wie wir ihn bei den beiden der vorliegenden Arbeit zugrunde liegenden zwei Arten finden, klein erscheint im Vergleich zur größeren Anzahl der übrigen Arten, bei denen er viel mächtiger entwickelt ist und die mannigfachsten Formen zeigt. Häufig finden wir ihn in seinem unteren Teile auf verschiedene Weise verbreitert und zerteilt, so bei *Spirorbis violaceus* Lev., *Spirorbis lebruni* Caullery et Mesnil, *Spirorbis beneti* Mar., *Spirorbis cornu arietis* Phil., *Spirorbis borealis* Daud., *Spirorbis mediterraneus* Caullery et Mesnil u. a. Als Beispiel entnehme ich der genannten Arbeit die Abbildung der kalkigen Deckelplatte von *Spirorbis borealis* (Textfig. 5).



Textfig. 5.
Aus Caullery et Mesnil.

Hierzu schreiben die Genannten: »L'extrémité inférieure (du talon) est dilatée en une saillie, généralement munie d'une ou de plusieurs échancrures« (S. 212).

Hier wird es uns eher begreiflich, daß ein so beschaffener Zapfen zur Festigung des ganzen Deckelorgans wesentlich beiträgt. Besonders erscheint dadurch vermieden, daß die Seitenwände der Ampulle kollabieren, was ja bei einer dünnhäutigen Blase sehr zu befürchten ist, wenn dieselbe hohl bleibt. Derselbe Effekt der Festigung und Aussteifung wird nun auch durch die übrigen so mannigfachen Formen des Zapfens erreicht.

Man wolle nun beachten, daß die hier angeführten Arten mit stark entwickeltem Deckelzapfen durchaus solche sind, bei welchen die Eier nicht im Deckel, sondern in der Wohnröhre entwickelt werden.

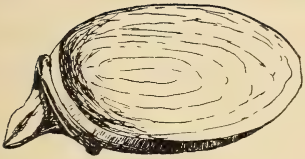
Bei unsern beiden Arten ist der Zapfen ebenfalls vorhanden, er ist aber bedeutend kleiner als bei den eben angeführten, und er wird, dies ist nun das Auffallende, nur einmal in der Jugend gebildet, er ist daher nur im ersten Brutraum zu sehen, während bei der Neubildung desselben eine andre Art der Verkalkung auftritt. Daß ein mächtiger Zapfen, der beim Zurückweichen des Epithels in den so entstehenden, subcuticularen Hohlraum, der nun als Brutraum verwendet werden soll, hineinragt und diesen zum großen Teile ausfüllt, für die Aufnahme der Eier in diesen Raum nicht günstig ist, liegt auf der Hand; ebenso daß die Art der Kalkbildung, wie sie bei *Spirorbis corrugatus* bei der Bildung des zweiten und der folgenden Bruträume auftritt, die Verkalkung der Seitenwände nämlich, in mehr als einer Hinsicht hierfür günstig erscheint. Denn einerseits fehlt bei dieser Form der Verkalkung der den Raum für die Eier schmälernde Zapfen, anderseits wird durch die Verkalkung der Seitenwände offenbar eine viel ausgiebigere, zweckentsprechendere Art der Versteifung und Festigung der Ampulle erzielt, als dies durch den für diesen Zweck eben zu schwach entwickelten Kalkzapfen möglich ist. Daß diese Aussteifung der Ampulle aber gerade für die Aufnahme der Eier in der angegebenen Weise von besonderer Bedeutung ist, ist leicht einzusehen.

Bezüglich dieser bei *Spirorbis corrugatus* auftretenden Verkalkung der Seitenwände möchte ich hervorheben, daß die Art in dieser Hinsicht nicht so allein dasteht. Bei *Spirorbis pusillus* bemerkte ich hin und wieder, daß der Kalk der Deckelplatte etwas über den Rand derselben auf die Seitenwände übergriff. In neuerer Zeit hat denn auch Busch 1906 eine Art, *Spirorbis foraminosus* Busch, beschrieben, bei welcher die Verhältnisse sehr an *Spirorbis corrugatus* erinnern. »The operculum is in the form of an elongated (apparently stiffened by a very thinn deposit of lime) cylinderlike broodpouch filled with eggs« (S. 176 Fig. *c* und *d*).

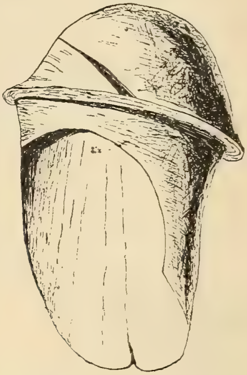
Wenn wir also nach einer besonderen Adaption des Deckels für seine Verwendung als Brutraum suchen, so können wir vielleicht die zurücktretende Ausbildung des Deckelzapfens gegenüber andern Arten, welche diese Art der Brutpflege nicht haben, anführen. Wir können den Deckelzapfen als ein Organ bezeichnen, welches bei jenen Arten in Rückbildung begriffen ist, welche diese Art der Brutpflege im Deckel sich erworben haben. Eine weitere Folge dieser Erwerbung war auch die Ausbildung einer etwas geänderten Art der Verkalkung, welche eben für diese Verwendung des Deckels geeigneter war. Dies kommt bei *Spirorbis corrugatus* und andern dadurch zum Ausdruck, daß die Tiere ursprünglich, in ihrer Jugend, noch die alte Art der Verkalkung, die Ausbildung eines, wenn auch schon etwas rudimentären, Deckelzapfens zeigen, im weiteren Verlaufe ihres Lebens aber, bei der Erneuerung der kalkigen Deckelteile, sich der neuen, geeigneteren Form derselben anbequemen. Es ist sehr verlockend, diese Betrachtung noch weiter fortzusetzen.

Ich finde nämlich in der Literatur, wieder in der oft genannten Monographie der Gattung *Spirorbis*, Arten beschrieben, welche die Eier im Operculum entwickeln und einen noch mehr rudimentären Zapfen haben als unsre beiden Arten, so zum Beispiel *Spirorbis bernardi* Caullery und Mesnil. Die Abbildung der Deckelplatte, die die Genannten geben, gibt unsre Textfig. 6.

Ja wir kommen schließlich zu Arten, denen der Deckelzapfen nicht nur ganz fehlt, sondern welche auch die an Stelle des Zapfens tretende Verkalkung der Seitenwände ursprünglich, also schon in der Jugend zeigen, wodurch wir dann zu dem merkwürdigen, auf den ersten Blick ganz abweichend erscheinenden Formen des Kalkdeckels kommen, wie ihn Caullery und Mesnil (1897) für *Spirorbis* (*Pileolaria*) *militaris* Clp., und *Spirorbis grannulatus* L. abbilden. Letztere Abbildung gebe ich in Textfig. 7 wieder.



Textfig. 6.



Textfig. 7.

Aus Caullery et Mesnil.

Bei *Spirorbis militaris* haben wir dasselbe vor uns, nur kompliziert sich die Sache hier etwas durch das Hinzutreten der hahnenkammähnlichen Bildungen, welche wir bereits früher erwähnt und als Reste von Kiemen zu deuten versuchten. Zu der Abbildung von *Spirorbis grannulatus* schreiben die Genannten: »La plaque terminale, est en forme de dôme convexe; le talon est transformé en une surface cylindrique courte d'un côté, très longue du côté opposé légèrement fendue à son extrémité inférieure « (S. 217).

Auch bei *Spirorbis militaris* glauben die Genannten, daß der Cylinder nichts andres als der umgewandelte Zapfen sei. Es ist einzusehen, daß ich nach dem vorhergehenden geneigt bin, dies zu bestreiten, und vielmehr glaube, daß der Zapfen vollkommen verschwunden und an seine Stelle eine andre Art der Verkalkung, eben die Verkalkung der Seitenwände getreten ist, wie wir sie bei *Spirorbis corrugatus* angetroffen haben. Unter dieser Kugelcalotte und dem anhängenden Kalkcylinder bildet sich nun auch hier der Brutraum. Caullery und Mesnil schreiben: »La différenciation de l'opercule en sac incubateur se fait ici, sans adjonction de pièces nouvelles, par un processus distinct de celui que nous avons trouvé chez *Spirorbis Pagenstecheri* et les espèces voisines« (S. 215). Trotzdem kann ich diese Verschiedenheit in der Bildung des Brutraumes nicht ohne weiteres einsehen, ich glaube vielmehr dies so zu verstehen, daß die Genannten hier das tatsächliche Verhalten des Brutraumes zum Deckel richtig erkannt und gesehen haben, daß sich die Eier wirklich zwischen der Ampulle und den kalkigen Teilen und nicht in dieser selbst befinden, wie sie sonst glaubten.

Ich bin also geneigt, den Schluß zu ziehen, daß die beiden Arten *Spirorbis grannulatus* und *militaris* die für die Brutpflege geeignete Art der Verkalkung des Deckels bereits als angeborene Eigentümlichkeit besitzen, während sie bei *Spirorbis corrugatus* und andern erst ontogenetisch auftritt.

Voraussetzung ist hierbei, daß bei den beiden Arten wirklich eine andre, eine Jugendform des Deckels sich nicht findet, was vielleicht erst näher zu untersuchen wäre. Es würden dann die beiden Arten eine Ausnahme bilden von dem allgemeinen Satze, den Caullery und Mesnil 1897 als Prinzip aufstellen: »Partout aussi, à un certain stade ontogénique, l'opercule est formé par une plaque terminale ed un talon; les opercules incubants en dérivent ontogénétiquement« (S. 224).

Damit ist also die Frage nach der Adaption des Deckels für die Brutpflege beantwortet. Dieselbe besteht lediglich in der Rückbildung des Zapfens und in der Entwicklung einer etwas modifizierten Form der Kalkausscheidung seitens des Ampullenepithels.

Wenn es hierbei bei etwas oberflächlicher Betrachtung den Anschein gewinnt, als ob das zum Brutraum adaptierte Operculum, unser Stadium III, das der einfachen Blase, mehr dem ursprünglichen, einfachen Charakter des Deckels bei *Apomatus* und den Vermilien sich nähere, so lege ich diesem, nur äußerlich als eine gewisse Rückkehr zur Ahnenform erscheinenden Moment keine Bedeutung bei. Auch der Bemerkung Caullery und Mesnil (1897), daß die zur Brutpflege adaptierten

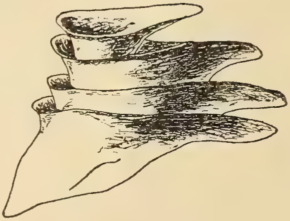
Deckel primitiver seien als die Deckel der Arten, welche die Embryonen in der Wohnröhre entwickeln, kann ich nicht ohne weiteres beipflichten.

Die Art und Weise der Erwerbung der Brutpflege im Deckel bei den Spirorben.

Man möchte vielleicht geneigt sein, die Art, wie sich der Brutraum bildet, das Zurückweichen des Epithels, das Abwerfen des alten Brutraumes beim Freiwerden der Embryonen, und die Bildung eines neuen, an Stelle des alten tretenden Brutraumes, als eine mit Rücksicht auf die Brutpflege erworbene Eigentümlichkeit der Spirorben anzusehen.

Daß dem nicht so ist, daß vielmehr die im vorigen Kapitel angeführte Adaption des Deckels für die Brutpflege die einzige ist, möchte ich nun zeigen. Daß die erwähnten Vorgänge nicht durch die Brutpflege hervorgerufen werden und durch sie bedingt sind, dies beweist uns die eine Tatsache, daß ganz dasselbe, also eine Erneuerung der kalkigen Deckelteile, auch bei solchen Arten vorkommt, denen die Verwendung des Deckels als Brutraum vollkommen fremd ist, weil sie die Embryonen in der Wohnröhre entwickeln.

Caullery und Mesnil (1897) machen diesbezüglich die eine, ganz allgemein gehaltene Bemerkung: »Chez plusieurs espèces, on trouve une série d'opercules, composés des parties T et ϑ«, — beziehen sich auf Deckelplatte und Zapfen — »emboîtés les uns dans les autres. On ne peut les interpréter que par un développement successif et un renouvellement périodique, une sorte de mue répétée« (S. 190). Ich wähle die von den Genannten für *Spirorbis perieri* Caullery et Mesnil gegebene Abbildung — Textfig. 7 — als Beispiel.


Textfig. 8.
Aus Caullery et Mesnil.

Es ist dies eine Art, welche den Deckel nicht zur Brutpflege benützt. Die beiden Autoren unterscheiden nach dem Deckel (!) mehrere Varietäten, die Abbildung und das Folgende bezieht sich auf Varietät γ. »Mais ce qui distingue cette variété, c'est qu'au lieu d'un opercule unique, on en observe, quatre ou même cinq emboîtes l'un dans l'autre« (S. 209).

Wenn wir nach einer Erklärung suchen, so möchte ich an eine Beobachtung an den beiden uns vorliegenden Arten erinnern, die ich anfangs mitgeteilt. Ich sagte nämlich, daß das Größenverhältnis zwischen Deckelzapfen und Ampulle ein verschiedenes ist, bei einem jungen (kleinen) Tiere und einem älteren. Ich zog daraus den Schluß, daß die kalkigen Teile dem Wachstum des ganzen Deckels nicht zu folgen vermöchten. Mit dem Tiere wächst aber auch der Umfang der Wohnröhre, und die notwendige Folge wird nun sein, daß die kalkige Deckelplatte, die ja die Wohnröhre fest verschließen soll, dies nicht mehr oder nur in ungenügender Weise tun kann.

Demgegenüber kann allerdings der Einwurf gemacht werden, daß sich das Tier ja dadurch helfen kann, daß es sich weiter, d. h. in die engern Umgänge der Röhre zurückzieht, und das ist bis zu einem gewissen Grade auch richtig, findet aber doch seine begreiflichen Grenzen. Jedenfalls wird man einerseits durch die Überlegung, anderseits durch die bloße Betrachtung der Bilder wie des angeführten, darauf verwiesen, daß es sich hierbei um eine Erneuerung des kalkigen Deckels handelt, die durch das Bedürfnis des Schutzes und des ausgiebigen Verschlusses der Wohnröhre notwendig erscheint.

Dieses Erneuern des Kalkdeckels, oder richtiger der verkalkten Cuticula des Deckels, geschieht nun zweckentsprechend, wie wir dies bei *Spirorbis perieri* unabhängig von der Brutpflege sehen, so, daß der alte, zu klein und damit unbrauchbar gewordene Kalkdeckel nicht einfach abgeworfen wird, wodurch dem Tiere ein schlechter Dienst erwiesen wäre, denn es wäre so bis zur Bildung der neuen Cuticula und des neuen Kalkes ohne genügend schützenden Deckel. Dieser Übelstand wird also vermieden, indem sich noch unter dem Schutze der alten Cuticula, die wohl abzureißen beginnt, aber vorderhand noch hängen bleibt, eine neue Cuticula und ein neuer Kalkdeckel ausbildet. Erst nachdem sich die zurückgezogene Ampulle auf solche Weise genügend gefestigt hat, ist sie befähigt, ihre Funktion aufzunehmen, sie stülpt sich nunmehr aus, und die alte Cuticula mit dem alten Kalkdeckel kann sich völlig lostrennen.

Diese »gehäuteten« Deckel scheinen nun bei einzelnen Arten noch längere Zeit am Deckel hängen zu bleiben, was ja gewiß eher zum Nutzen als zum Schaden gereicht.

Wenn wir dies beachten, so erscheinen uns die Vorgänge, wie wir sie bei der Brutpflege unsrer Spirorben gesehen, in einem ganz andern Lichte. Wir sehen, daß zum mindesten manches dafür spricht, daß das Abwerfen und Erneuern der verkalkten Cuticula, welche eben den Brutraum bildet, das Primäre, d. h. eine allen Spirorben gemeinsame Eigentümlichkeit ist, und daß das Ausnutzen dieser Verhältnisse seitens einzelner Arten zur Ausgestaltung dieser Form der Brutpflege geführt hat.

Wie das Tier dazu gekommen ist, diese Verhältnisse zur Entwicklung seiner Embryonen heranzuziehen, kann uns wohl nicht besonders rätselhaft erscheinen.

Die Eier, welche ursprünglich bei allen Spirorben in der Wohnröhre lagen und dort sich entwickelten, mögen eben bei einzelnen Arten, welche hierfür besonders geeignete Verhältnisse bezüglich des Deckels boten, durch den Riß, mittels welchem sich die alte Cuticula von der neu sich bildenden trennte, unter diese alte Cuticula, die eben unsern Brutraum darstellt, hineingeraten sein, wobei wahrscheinlich das Zurückziehen des Deckels eine Rolle spielte. Sie fanden dort günstige Verhältnisse für ihre Entwicklung (ausgiebigen Schutz, Lichtgenuß, bessere Wasser- und Luftcirculation!), und beim Ausstülpen der Ampulle, wobei sich diese alte Cuticula mehr oder weniger völlig löste, konnten die Embryonen austreten. Was zuerst zufällig aufgetreten, wurde schließlich, weil für die Art günstig, zur dauernden Eigentümlichkeit. Wir hätten darin einen Beweis dafür gewonnen, daß die Eier wirklich auf dem Wege unter die Cuticula, also in den Brutraum gelangen, den wir schon früher auf Grund andrer Überlegungen als den einzig möglichen erkannten. Eine gewisse Adaption, ein gegenseitiges Accomodieren dieser beiden parallel laufenden Vorgänge, der »Häutungen« des Operculums, wenn wir so sagen wollen, und der Entwicklung der Embryonen muß immerhin angenommen werden, wenn wir nicht das Zusammentreffen der beiden Vorgänge und ihre zeitliche gleiche Dauer als einen reinen Zufall bezeichnen wollen.

Es würde sich endlich auch darum handeln, den Nachweis zu erbringen, daß wirklich jeder derartigen Erneuerung der Cuticula, jeder »Häutung«, auch eine Incubation der Embryonen parallel läuft. Daß dies nicht der Fall wäre, dafür habe ich allerdings ein Anzeichen nicht finden können. Daß es sich bei der Verwendung des Deckels in der Brutpflege tatsächlich um eine phylogenetisch sehr spät erworbene Eigentümlichkeit handelt, wird unter anderm auch durch den Umstand wahrscheinlich gemacht, daß sich diese Eigentümlichkeit nicht allgemein in der Gattung findet, daß vielmehr oft sehr nahe verwandte Arten sich dadurch voneinander unterscheiden.

Zusammenfassung und Schluß.

Ich schließe meine Untersuchung, indem ich das Ergebnis derselben in wenigen Sätzen zusammenzufassen suche.

1) Das Operculum der Spirorben weist einen verhältnismäßig ursprünglichen Charakter auf. Der entsprechend

umgewandelte Kiemenstrahl stellt eine auf einem Stiele sitzende Blase dar, das Epithel der letzteren hat durch Ausscheidung einer starken Cuticula und entsprechend lokalisierter Ausscheidung von Kalk diese Blase für die Funktion eines Deckels geeignet gemacht.

2) Wird das Operculum als Brutraum verwendet, so befinden sich die Eier zwischen der eigentlichen, epithelialen Ampulle und der von dieser ausgeschiedenen teilweise verkalkten Cuticula. Die Embryonen werden durch Losreißen der letzteren vom Deckel frei. Während der Zeit der Incubation der Embryonen hat das Epithel der Ampulle, das sich von seiner nunmehr als Brutraum verwendeten Cuticula zurückgezogen hat, unter dem Schutze derselben eine neue Cuticula und abermals Kalk ausgeschieden. Die Ampulle kann so ihre frühere Aufgabe, den Schutz des Tieres, wieder erfüllen.

3) Die Eier werden jedenfalls vollkommen geboren und gelangen von außen unter die Cuticula, d. i. in den Brutraum. Als Weg, auf dem sie hineingelangen, muß derselbe Riß angenommen werden, durch den die Embryonen austreten.

4) Diese Verwendung des Operculums zur Brutpflege wiederholt sich im Leben des Individuums öfters in derselben Weise; es wird aber bei der Wiederholung die Verstärkung der Ampulle durch ausgeschiedenen Kalk in entsprechender, für die Brutpflege besser geeigneter Weise modifiziert. Die Art dieser Modifikation kann als Adaption des Deckels an die Verwendung zur Brutpflege aufgefaßt werden.

5) Die bei der Brutpflege mitspielenden Vorgänge, das Abwerfen und Erneuern der kalkigen Teile mit ihrer Cuticula, scheint eine allen Spirorben gemeinsame, von der Art der Brutpflege unabhängige Eigentümlichkeit zu sein, welche auf eine Erneuerung des Kalkdeckels abzielt. Die Verwendung des Deckels in der Brutpflege ist dem Anscheine nach eine auf Grund dieser Verhältnisse ermöglichte, spät erworbene Eigentümlichkeit mancher Spirorben.

Es scheiden sich diese Resultate leicht in solche, welche eine Anführung von Tatsachen bedeuten und in solche, die auf Grund dieser Tatsachen gewonnene Erklärungsversuche darstellen. Was die letzteren betrifft, so glaube ich sicher nicht damit das letzte Wort gesprochen zu haben. Man wolle sie vielmehr als den ersten Versuch betrachten, in einen Vorgang Licht zu bringen und ihn einheitlich zu erklären, der, nun schon seit mehr als 40 Jahren bekannt, eine befriedigende Erklärung bis heute nicht gefunden hat.

Wohl verkenne ich nicht den Mangel in meiner Arbeit, daß ich nämlich genötigt war, mich statt auf Beobachtung viel zu sehr auf Benützung der Literatur zu beschränken, die noch dazu ohne weitere Berücksichtigung dieser Fragen größtenteils ganz andre, lediglich systematische Zwecke verfolgt. Mag daher auch ein künftiges genaues und vergleichendes Studium dieser Deckelverhältnisse bei den Spirorben zu andern Resultaten als zu den meinigen führen, so glaube ich wenigstens gezeigt zu haben, von welchen Gesichtspunkten aus und nach welchen Richtungen die Frage zu untersuchen wäre.

Es erübrigt mir noch, meinen Dank auszusprechen: Herrn Prof. Dr. HEIDER, dem ich die Anregung zu der vorliegenden Arbeit verdanke, unter dessen Leitung und in dessen Institut ich sie ausführen konnte. Ferner seinem Assistenten, Herrn Privatdozenten Dr. STEUER, der gleichfalls durch seine wertvolle Unterstützung den Gang meiner Untersuchung anregte und förderte. Ebenso auch Herrn Prof. Dr. v. DALLA-TORRE, der mir bei der Beschaffung der schwerer zugänglichen Literatur in zuvorkommendster Weise behilflich war.

Innsbruck, im Februar 1907.

Literaturverzeichnis.

AGASSIZ 1866, On the young stages of a few annelids. Ann. Lyc. Nat. Hist. New-York, Spirorbis spirillum. V. VIII. p. 318—323.

BUSCH (siehe MOORE and BUSCH).

CAULLERY et MESNIL 1896, A. Note sur deux serpuliens nouveaux. Zool. Anz. Bd. XIX. p. 482—486.

— 1896, B. Sur les Spirorbis; asymetrie des ces Annélides et enchaînement phylogenique des espèces du genre. Compt. Rend. T. 124. p. 48—50.

— 1897, Études sur la morphologie comparée et la phylogénie des espèces chez les Spirorbes. Bull. Franc. Belg. T. XXX. p. 185—232. Pl. 7—10.

CLAPARÈDE 1868, Les annélides chètopodes du golfe de Naples. Mém. soc. physic. hist. nat. Genève. T. XVII. Pl. 16. Spirorbis and Pileolaria II. p. 183—185.

— 1870, do. Supplement. Ibid. T. XX. Spirorbis und Pileolaria p. 157—158. Pl. 12.

Claparède u. Meznikow 1869, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Chaetopoden. Diese Zeitschrift. Bd. XIX. Spirorbis u. Pileolaria S. 199—201. Taf. XVI.

Ehlers 1900, Magellanische Anneliden. Nachr. Ges. Göttingen. Math. Phys. 1900. Spirorbis S. 222—223.

Hempelmann 1906, Zur Morphologie von Polygordius lacteus Schn. u. Polygordius triestinus Woltereck, nov. spec. Diese Zeitschrift. Bd. LXXXIV. S. 525—618. Taf. XXV—XXIX.

Langerhans 1880, Die Wurmfauna von Madeira III. Diese Zeitschrift. Bd. XXXIV. Serpuliden S. 118—125. Taf. V—VI.

Marion u. Bobretzky 1875, Étude des Annélides du golfe de Marseille. Ann. science nat. T. II. Apomatus, Vermilia u. Spirorbis p. 95—100. Pl. XI—XII.

Meyer 1887, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. VII. S. 592 ff. Taf. XVIII—XXI.

— 1888, do. Ibid. Bd. VIII. S. 762 ff. Taf. XXIII—XXV.

Moore and Busch 1904, Sabellidae and Serpulidae from Japan, with Descriptions of new species of Spirorbis. Proc. Acad. Nat. Scienc. Philadelphia. V. LVI. p. 157—179. Pl. XI—XII.

Örley 1884, Die Kiemen der Serpulaceen und ihre morphologische Bedeutung. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. V. S. 198—228. Taf. XII u. XIII.

Pagenstecher 1863, Untersuchungen über niedere Seetiere aus Cette VII. Entwicklungsgeschichte und Brutpflege von Spirorbis spirillum. Diese Zeitschrift. Bd. XII. S. 486—496. Taf. XXXVIII—XXXIX.

de Quatrefages 1865, Histoire naturelle des Annelés. Paris. T. II. p. 473—488.

de Saint Joseph 1894, Les Annélides polychètes des côtes de Dinard. Ann. scienc. nat. T. XVII. Serpulides p. 328—386. Pl. XII u. XIII.

Salensky 1883, Étude sur le développement des Annélides. Arch. de Biol. T. IV. Pileolaria p. 143—187. Pl. IV—V.

Schively 1897, The anatomy and Development of Spirorbis borealis. Proc. Acad. Nat. Scienc. Philadelphia. V. IL. p. 153—160. Pl. I—II.

Willemoes-Suhm 1870, Biologische Beobachtungen über niedere Meerestiere. Diese Zeitschrift. Bd. XXI. Spirorbis S. 394—395. Taf. XXXI—XXXII.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung:

ae, Ampullenepithel;
ap, Ampulle;
bg, Bindegewebe;
br(*br*^{1} *br*^{2}), Brutraum (erster, zweiter Br. R.);
ce, Cölomepithel;
ct (*ctn*), Cuticula (Neue Cut.);
cta (*ctan*), äußere Cuticula (Neue äuß. Cut.);
cti (*ctin*), innere Cuticula (Neue innere Cut.);
dp (*dpn*), Deckelplatte (Neue Deckelplatte);
dz, Deckelzapfen;

ei, Eier;
rs, Rißstelle der Cuticula;
sca, verkalkte Seitenwand;
st, Stiel;
stm, Stielmuskel;
ue, umgebogenes Epithel;
wc, Wärzchen der Cuticula.

Tafel XXXI.

Fig. 1. Operculum eines jungen Individuums (vor der Geschlechtsreife) von *Spirorbis pusillus.* Vergr. 70.

Fig. 2. Operculum eines älteren Individuums von *Spirorbis pusillus,* der Brutraum ist erfüllt von in der Entwicklung befindlichen Eiern. Der alte (erste) Brutraum hängt noch an. Vergr. 70.

Fig. 3. Operculum eines älteren Individuums von *Spirorbis corrugatus* in der Verwendung als Brutraum. Stadium eines späteren Brutraumes mit verkalkten Seitenwänden. Vergr. 70.

Fig. 4. Operculum eines älteren Individuums von *Spirorbis pusillus,* die Ampulle hat sich ausgestülpt, die zwei ersten Bruträume hängen an. Vergr. 70.

Fig. 5. Längsschnitt in dorsoventraler Richtung durch das Operculum von *Spirorbis corrugatus* vor der Geschlechtsreife des Tieres. Das Objekt wurde entkalkt. Vergr. 106.

Fig. 6. Optischer Längsschnitt durch das Operculum von *Spirorbis pusillus* im Stadium des ersten Brutraumes mit dem Deckelzapfen. Der Kalk ist erhalten, das Epithel und die Eier sind etwas schematisiert. Vergr. 106.

Fig. 7. Längsschnitt in dorsoventraler Richtung durch das Operculum von *Spirorbis pusillus* im Stadium des älteren Brutraumes (ohne Zapfen). Das Objekt wurde entkalkt, die doppelte den Kalk der einfachen Deckelplatte einschließende Cuticula ist erhalten. Vergr. 106.

Fig. 8. Querschnitt durch ein der Fig. 7 entsprechendes Operculum in der Höhe der eingestülpten Ampulle, um die Verhältnisse des Epithels derselben zu zeigen. Vergr. 106.

Fig. 9. Längsschnitt in dorsoventraler Richtung durch das Operculum eines älteren Individuums von *Spirorbis pusillus* im Stadium III (mit ausgestülpter Ampulle). Ein älterer (nicht der erste) Brutraum ist mitgeschnitten. Das Objekt ist entkalkt. Vergr. 106.

Zur Kenntnis der Spermatogenese von Dytiscus marginalis L., nebst einigen Bemerkungen über den Nucleolus.

Von

William Dawson Henderson, M. A., B. Sc.,
Carnegie Research Fellow, Universität Aberdeen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. B.)

Mit Tafel XXXII, XXXIII und 5 Figuren im Text.

Einleitung.

Die im nachstehenden mitgeteilten Untersuchungen wurden nicht in der Hoffnung unternommen, eine Lösung der Reduktionsfrage, ebensowenig eine Lösung der Frage der Individualität der Chromosomen zu liefern, sondern nur mit der Absicht, noch mehr Material zur Beantwortung dieser Frage beizubringen, und dazu ein Insekt möglichst genau auf seine Chromosomen hin zu untersuchen, da in keiner Tierklasse ein so verschiedenartiges und manchmal so merkwürdiges Verhalten der Chromosomen beobachtet worden ist. Im Verlauf der Arbeit habe ich viele Beobachtungen über das Verhalten der achromatischen und andern Figuren gemacht; ich behandle diese hier aber nicht ausführlich, weil sie nichts mit dem Verhalten des Chromatins zu tun haben.

In den letzten Jahren ist die Literatur über Spermatogenese so gewaltig angewachsen, daß es nicht möglich ist, eine Übersicht zu geben. Ja, es würde mich schon zu weit führen, wenn ich nur die Literatur über die Spermatogenese der Insekten erschöpfend besprechen wollte. Denn selbst in den Arbeiten, die diese eine Klasse betreffen, sind die Ansichten ganz verschieden und häufig auch unmittelbar widersprechend. Deshalb ist, meiner Ansicht nach, eine wirkliche Zusammenfassung noch durchaus unmöglich.

Nur ein Beispiel: In einigen neuen Arbeiten über die Reifung der Keimzellen stimmen die Resultate im folgenden Punkt miteinander überein: Die Chromosomen, welche durch die Teilung der letzten Generation der Spermatogonien zu den Chromosomen der Spermatocyten erster Ordnung geworden sind, gehen nicht als solche in die Chromosomen der ersten Reifungsteilung über, sondern das aus ihnen entstandene Chromatingerüst zerfällt vollständig. Die definitiven Chromosomen der ersten Reifungsspindel gehen dann aus einer mehr oder weniger vollständigen Neuordnung des Chromatins hervor, so daß also eine Kontinuität der Chromosomen nicht bestünde. Nun kann aber kein Zweifel sein, daß bei vielen Tieren ein solcher Zerfall bestimmt nicht vorkommt. Ferner wird es fast mit jeder neuen Arbeit immer wahrscheinlicher, daß sowohl bei den Wirbeltieren als auch bei den wirbellosen Tieren, und die Phanerogamen schließen sich ihnen an, die Reifungserscheinungen folgenderweise vor sich gehen: Während der ersten Hälfte der Reifungsperiode vereinigen sich je zwei (vermutlich homologe) Chromosomen zu bivalenten **U**-förmigen Gebilden, und zwar der Länge nach. In der ersten Reifungsteilung werden die univalenten Elemente der bivalenten Chromosomen voneinander der Länge nach wieder getrennt, und in der zweiten Reifungsteilung wird jedes univalente Element längsgeteilt.

Es soll nun, wie oben erwähnt, das Ziel der vorliegenden Arbeit sein, alle Veränderungen der Chromosomen von den Spermatogonien bis zum Schluß der zweiten Reifungsteilung so weit als möglich zu verfolgen.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Sr. Exzellenz Prof. Dr. Weismann, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Er gab mir die Anregung zu dieser Arbeit, und verfolgte ihr Fortschreiten stets mit teilnehmendem Interesse. Mein Dank gilt weiter Herrn Dr. W. Schleip, der mir in liebenswürdiger Weise seine Präparate zur Verfügung stellte und mich mit wertvollem Rat unterstützte.

Material und Technik.

Das zur Untersuchung benutzte Material wurde im Lauf der Jahre 1905 und 1906 gesammelt, und zwar Larven und erwachsene Tiere von *Dytiscus marginalis* L.

Für ein gutes Gelingen der Arbeit ist vor allem wichtig ein rasches Herauspräparieren der Geschlechtsorgane und gute Konservierung. Die Tiere wurden decapitiert und die Geschlechtsorgane herauspräpariert und gleich fixiert. In einigen Fällen wurden sie unter Kochsalzlösung herausgenommen, doch halte ich dies nicht für günstig, weil diese Flüssigkeit vielleicht manche wichtige Stadien verändern kann. Was die Larven betrifft, so wurden die abdominalen Segmente, in welchen die Gonaden liegen, herausgeschnitten und gleich fixiert.

Zum Fixieren und Härten wurden die zwei folgenden Lösungen angewandt: Zenckersche Flüssigkeit und das von Petrunkewitsch modifizierte Sublimatgemisch nach Gilson. Im allgemeinen gab die besten Resultate das Gilson-Petrunkewitsch-Sublimatgemisch, in welches die Geschlechtsorgane zur Härtung 24 Stunden gelegt wurden. Nach Härtung wurden sie in Jod-Alkohol gut ausgewaschen und zur weiteren Härtung in Alkohol von allmählich steigendem Prozentgehalt eingelegt.

Ein vorsichtiges Einbetten halte ich auch für wichtig, und so habe ich die folgende Methode angewandt. Nach Entwässerung wurden die Geschlechtsorgane mit Zedernholzöl durchtränkt und dann direkt in reines Paraffin gebracht. Diese Methode hat den Vorteil, daß die Objekte nicht brüchig werden. Wegen des Chitins habe ich die abdominalen Segmente der Larven folgenderweise behandelt. Sie wurden zuerst in Celloidin eingebettet, und dann kommen die Celloidin-Blöcke in:

1) Alkohol 70% auf 12 Stunden.
2) Alkohol 90% ,, 6 »
3) Origanumöl $^1/_3$ — 90% Alkohol $^2/_3$ auf einige Stunden.
4) Reines Origanumöl » » »
5) Xylol $^1/_3$ — Origanumöl $^2/_3$.
6) Reines Xylol.
7) Xylol-Paraffin $\widehat{aa}$.
8) Reines Paraffin.

Diese Methode hat zweierlei Vorteile, nämlich daß man die von Chitin umgebenen Segmente ganz gut zusammen schneiden kann, und daß die Blöcke sich genau wie Paraffin-Blöcke schneiden lassen.

Zur Färbung wurde die Heidenhainsche Eisenhämatoxylin-Methode, nach Vorbehandlung mit Bordeaux- oder Kongorot angewandt, außerdem noch Böhmersches Hämatoxylin und Gegenfärbung mit Eosin, oder Pikrokarmin, was für die meisten Stadien bessere Resultate gibt als Eisenhämatoxylin. Ferner als Kontrolle wurden Boraxkarmin und Bleu de Lyon gebraucht und Hämatoxylin-Pikrokarmin-Präparate mit Eisenhämatoxylin umgefärbt. Die Schnittdicke betrug meistens 5 μ, doch wurden auch Schnitte von 7,5 μ angefertigt.

Spermatogonien.

Ganz am Anfang des Hodenschlauches der Larven kann man Kerne von verschiedener Größe leicht unterscheiden, die in einer Grundmasse von Protoplasma liegen. Diese Kerne von verschiedener Größe können als Kerne aufgefaßt werden, von welchen die jungen Spermatogonien ihren Ursprung nehmen, und es ist eine bemerkenswerte Tatsache, daß in diesem Falle die Spermatogonien aus den kleinsten dieser an Größe verschiedenen Kerne entstehen. Es ist unmöglich, irgendwelche Begrenzung des Protoplasmas wahrzunehmen, obgleich gegen das untere Ende des Hodens hin sich hier und dort Spuren einer Ansammlung des Protoplasmas um die verschiedenen Kerne finden. Dies muß als das erste wirkliche Anzeichen einer Zellentstehung betrachtet werden, obschon man bis jetzt keine Zellmembran wahrnehmen kann. In Fig. 1 u. 2 sieht man solche Kerne noch in einem Syncytium ohne Zellgrenzen.

In dem Hoden einer etwas älteren Larve tritt eine Trennung in Zellen ein, und es kann eine schärfere Begrenzung der einzelnen Zellbezirke auftreten, obwohl sie in den meisten Fällen nicht sehr deutlich ist. In Querschnitten durch den Hoden sind Zellen in verschiedenen Teilungsstadien nicht selten zu finden. In diesen Zellen teilt sich das Chromatin, welches im Ruhestadium sich als ein unregelmäßiges Netzwerk im Zellraum befand, in Chromosomen. Diese sind entweder regellos im Kernraum zerstreut, oder in einer Äquatorialplatte angeordnet. In verschiedenen Fällen wurden Zellen gefunden, in denen sich die Chromosomen schon geteilt, aber die Tochterchromosomengruppen die Pole noch nicht erreicht hatten. In diesen Teilungen besitzen die Chromosomen eine länglich gebogene, stäbchenförmige oder **U**-förmige Gestalt und sind in der Äquatorialplatte so angeordnet, daß ihre Längsachse senkrecht auf den Spindelfasern steht. Die Scheitelpartien sind der Mitte der Äquatorialplatte zugekehrt. Nach dem Aussehen der Chromosomen in den Zellen nach Ablauf der Chromosomenteilung kann man mit Sicherheit behaupten, daß eine Längsteilung stattgefunden hat. Die Zahl der Chromosomen kann nicht mit Bestimmtheit angegeben werden, da sie in dem kleinen Zellraum dicht zusammengedrängt sind.

Die Tatsache, daß Zellen von der oben beschriebenen Form der Mitose im Hoden vorhanden sind, halte ich für eine Stütze für meine Auffassung, daß Zellen von verschiedenen Generationen im Hoden vorkommen und auch für einen Beweis für meine Ansicht, daß die

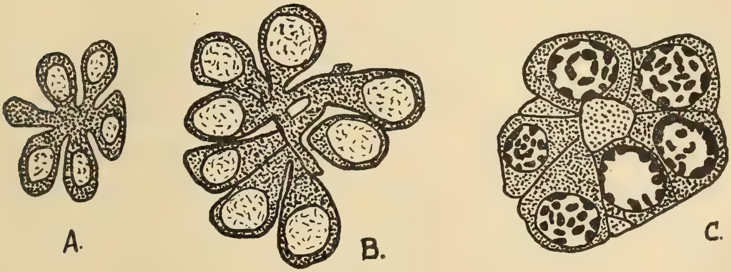
Spermatogonien nur von den kleinsten Zellen ihren Ursprung nehmen.

Bis jetzt sind die Zellen einander noch ähnlich, und man kann keine Differenzierung in Keimzellen und Cystenzellen wahrnehmen, wie infolge der späteren Anordnung der Spermatogonien zu Cysten anzunehmen wäre. Möglicherweise sind gewisse Zellen von Anfang an zu Cystenzellen bestimmt. Aber wenn dies auch der Fall ist, kann man sie doch äußerlich nicht von den Keimzellen unterscheiden.

In einer etwas älteren Larve kann man das erste Anzeichen davon in der folgenden Weise bemerken. Zwei dicht aneinander liegende Zellen sind einander im Anfang bis auf alle Einzelheiten ähnlich, aber bald beginnt das Protoplasma der einen Zelle sich zu verlängern, so daß sie eine sichelförmige Gestalt annimmt (Fig. 3). Auf diesem Stadium ist die Zellmembran beider Zellen keineswegs deutlich zu sehen, aber doch immerhin anwesend. Die hornförmigen Fortsätze dieser Zelle nehmen weiter an Länge zu, indem die von der angrenzenden Zelle am entferntesten liegende Seite am meisten wächst. Auf diese Weise wird allmählich die zweite Zelle von der Sichel umschlossen, und endlich sind die beiden Hörner lang genug, um an ihren Spitzen miteinander zu verschmelzen und so die Zelle zu encystieren. Dieses Stadium, wo nur eine einzelne Zelle in der Cyste liegt, konnte ich in meinen Präparaten nicht finden; es ist jedoch von vielen Beobachtern beschrieben worden, und man kann mit ziemlicher Gewißheit behaupten, daß es auch hier vorkommt. Eine solche encystierte Zelle stellt eine frühere Spermatogoniengeneration dar, denn sie muß noch einige Teilungen durchlaufen, bis sie den Zustand erreicht, wo die primären Spermatocyten durch die letzte Teilung aus ihr entstehen. Man muß bestimmt annehmen, daß eine wiederholte Teilung der encystierten Zelle stattfindet, da immer in der Cyste eine bedeutende Anzahl von Zellen vorhanden ist, die sich wiederum in die Spermatocyten erster Ordnung teilen. In einigen Fällen ist es offenbar möglich, daß eine in einer Cyste liegende Zelle sich nur einmal teilt, und daß dann die ersten Tochterzellen schon zu Spermatocyten werden. Wenn dieses der Fall wäre, so würde es einige Fälle erklären, in denen auf einem Querschnitt durch eine Cyste höchstens zwei Zellen gesehen wurden, welche schon die Vorbereitung zur Reifung zeigten.

Die Spermatogonien sind also in Cysten angeordnet und besitzen eine schlanke, kegelförmige Gestalt (Fig. 4, 5, 6). Die spitzen Enden aller in einer Cyste gelegenen Zellen convergieren gegen die Mitte der Cyste, wo sie miteinander zusammengebunden sind. Die an dieser

Stelle von Henking (1891) bei *Pyrrhocoris* in vielen Fällen beobachtete Centralzelle der Cyste habe ich nie finden können. Die Anwesenheit dieser Centralzelle wird von Gross (1904) dem Alter der untersuchten Tiere zugeschrieben, aber ich bin geneigt zu glauben, daß eine solche Zelle überhaupt nicht existiert, und daß Henking ihre Anwesenheit irrtümlicherweise beschreibt. Meiner Meinung nach ist die Zentralmasse nicht der Anwesenheit einer zentralen Zelle zuzuschreiben, sondern der Tatsache, daß die durch Teilung entstehenden Zellen sich nicht vollständig voneinander trennen, vielmehr Zellkoppeln bilden. Das Vorkommen von Zellkoppeln ist von Bolles Lee (1897) bei *Helix pomatia* und von Wagner (1894) bei *Agelena* beschrieben worden. Diese centrale Verbindung zwischen den Spermatogonien zeigt eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Cytophor, das die Spermatogonien bei vielen Würmern, z. B. *Lumbricus terrestris* und *Plagiostoma* und Mollusken zusammenbindet. In Textfig. 1 tritt die Ähnlichkeit zwischen den verschiedenen Formen von Centralverbindungen gut hervor. Ein dem Cytophor ganz ähnliches Gebilde ist von Wagner bei gewissen Araneïnen gefunden worden.



Textfig. 1.

A. Spermatogoniengruppe mit Cytophor von *Plagiostoma*. — B. Rachisartige Verbindung von Spermatogonien von *Pyrrhocoris*, vgl. Fig. 70, 71. — C. Spermatogoniengruppe mit Cytophor von *Lumbricus*.

Das Plasma der Spermatogonien erscheint mit der stärksten bei der Untersuchung angewandten Vergrößerung feinwabig. An der Spitze der Zelle erscheint das Plasma mehr homogen und färbt sich intensiver. Ein solcher, sich stark färbender Fleck ist schon bei verschiedenen Insekten gefunden und auch bei andern Tieren beschrieben worden. Hinsichtlich seiner Bedeutung gehen die Meinungen weit auseinander. Nach Montgomery ist er das Idiozom, aber zur Charakteristik eines solchen gehört nach Meves (1897), daß in ihm das Centrosom gelegen ist, und dies ist in keinem Falle nachgewiesen. In meinem Objekt ist es mir nicht gelungen, irgendeine Spur des Centrosoms an der strittigen Stelle zu finden. Ich kann mich mehr der Meinung Paulmiers (1899) anschließen, der es als Spindelrestkörper der vorherigen Teilung betrachtet, da ich in vielen Fällen gefunden habe, daß die Reste der Spindelfasern eine Zeitlang in den Spermatogonien verfolgt werden können, indem sie sich von der Umgebung des Kerns allmählich in die zugespitzten Enden der Zellen zurückziehen, wo sie schließlich sich auflösen.

Der beträchtlich große, runde bis ovale Kern liegt an dem stumpfen Pol der Zelle. Er füllt das runde, verdickte Ende der Zelle beinahe ganz aus und ist nur von einem dünnen Plasmamantel umhüllt. Der Kern besitzt eine feine, aber deutliche Membran. Im Innern ist das Chromatin während des Ruhestadiums (Fig. 7, 8, 9) auf einem Lininnetz in Form von feineren und gröberen Partikelchen angeordnet. Im Kern ist ein rundlicher Nucleolus vorhanden, der zuweilen (Fig. 86) Anzeichen einer Zweiteilung beobachten läßt. In manchen Fällen sind zwei Nucleoli zu finden, und dieses könnte auf einer Teilung eines einzelnen Nucleolus beruhen, was sich aber nicht feststellen läßt. Auf Eisenhämatoxylin-Präparaten erscheint er tiefschwarz (Fig. 82), könnte daher für chromatinhaltig angesprochen werden. Schnitte dagegen, die mit Karmin und Bleu de Lyon gefärbt sind, zeigen zweifellos, daß er gänzlich chromatinfrei ist, denn er nimmt bei der Doppelfärbung die gleiche Farbe wie das Cytoplasma an. Ich habe noch verschiedene Färbungen versucht, z. B. Ehrlich-Biondi, Saffranin-Gentianaviolett, Orange u. a. Mit allen diesen Farben reagiert der Nucleolus wie das Plasma, zeigt also Plasmareaktion.

In den jüngsten, im Ruhezustand befindlichen Spermatogonien ist es mir nicht gelungen, ein Centrosom zu finden. Aber auf einem wenig älteren Stadium erscheint ungefähr halbwegs zwischen dem sich dunkel färbenden Fleck und dem Kern ein etwas hellerer, runder Fleck, in dessen Mitte man einen winzigen dunklen Punkt unterscheiden kann, das Centrosom (Fig. 4, 5, 7). In dem hellen Hof wurde keine Struktur gefunden. Das Centrosom verläßt nun seine Anfangsstellung und wandert nach der Kernmembran hin. Noch ehe es diese erreicht, hat es sich geteilt, und die Teile rücken ein wenig auseinander. Gleichzeitig beginnt eine Veränderung des Kerns. Der Nucleolus verschwindet, und das Chromatin fängt an sich für die letzte Vermehrungsteilung anzuordnen.

Betrachten wir jetzt die Veränderungen, die im Chromatin vor sich gehen. Zuerst war das Chromatin in Gestalt von Partikelchen verschiedener Größe auf einem Liningerüst verteilt, das den ganzen Kernraum einnahm. Jetzt wird das Chromatin an bestimmten Stellen des Liningerüstes so angeordnet, daß es einen einzigen zusammenhängenden Faden oder eine Anzahl kürzerer Fäden bildet. In meinen Präparaten ließ sich nicht feststellen, ob es sich um einen einzigen oder mehrere Fäden handelt. Diese Fäden verdicken sich allmählich, indem sie immer mehr Chromatinkörnchen aufnehmen, und ihre Oberfläche, die zuerst unregelmäßig war, wird glatter. Woher kommt es nun, daß sich das Chromatin an ganz bestimmten Stellen des Liningerüstes anordnet? Eine Erklärung ist nur möglich, wenn man die Veränderungen berücksichtigt, die nach der vorigen Teilung eingetreten sind. Jedes Chromosom dehnte sich in einen langen dünnen Faden aus, der sich im Kernraum knäuelartig lagerte. Während seiner Ausdehnung entsproßten dem Chromosom kurze dünne Seitenzweige aus Linin, die ähnlichen Seitenzweigen von andern Chromosomen begegneten und vielleicht mit ihnen verschmolzen. Zuerst lagerte sich das Chromatin in Gestalt eines zusammenhängenden Bandes auf dem Linin, zerfiel jedoch nach und nach in kleine Partikel in dem Maße, wie die Lininfäden sich verlängerten. Es ist sehr wahrscheinlich, daß einige von diesen Partikeln den Seitenzweigen entlang wanderten. Dies würde die netzförmige Anordnung des Chromatins erklären, ebenso die Tatsache, daß es sich wieder zu besonderen Bändern oder Fäden vereinigt.

Die Chromatinfäden, wie oben erwähnt, nehmen allmählich alle die zerstreuten Chromatinkörnchen auf und erhalten eine glatte Oberfläche. Darauf verkürzen sie sich und nehmen die Form gerader oder gekrümmter Stäbchen an (Fig. 10, 11, 12, 13). Die Zahl dieser stäbchenförmigen Chromosomen konnte ich auf diesem Stadium nicht genau feststellen; sie beträgt ungefähr 40. In verschiedenen Zellen ergaben Zählungen die folgenden Zahlen: 36, 38, 40, 37, 39, 41. Die Zahl 40 halte ich für die richtige, und sie würde mit der von GIARDINA (1901) für die Oogonien derselben Art angenommenen übereinstimmen.

Während dieser Vorgänge im Kern ist die Form des Spermatogoniums von einer kegelförmigen in eine polyedrische übergegangen. Die Centrosomen haben sich mehr voneinander getrennt und ihre Stellung an den Polen eingenommen. Die Chromosomen beginnen jetzt sich in ganz normaler Weise in der Äquatorialplatte anzuordnen, und zwar steht die Längsachse senkrecht zu den Spindelfasern. Während der Mitose findet eine Längsteilung der Chromosomen statt, so daß jede Tochterzelle die Hälfte jedes Chromosoms des Spermatogoniums erhält. Verschiedene Stadien der Längsteilung zeigen Fig. 14, 15, 16.

Diese Längsteilung ist also die typische mitotische Spermatogonienteilung, die sich bei allen daraufhin untersuchten Arten fand. Sie ist von Montgomery (1905) bei *Syrbula* und *Lycosa*, von Paulmier (1899) bei *Anasa* und von Gross (1904) bei *Syromastes* beschrieben worden, obgleich es bei der letzterwähnten Art nicht so ganz klar ist. Bei Eisenhämatoxylin-Präparaten erscheinen in der Äquatorialplatte einige Chromosomen untereinander durch schwarze Fäden verbunden. Ähnliches bildet Paulmier (1899) für *Anasa*, Gross (1904) für *Syromastes*, und Wilson (1905 u. 1906) für verschiedene Insekten ab; auch Sutton (1903) findet bei *Brachystola* wenigstens einige Chromosomen in dieser Weise verbunden. Für mein Objekt muß ich diese merkwürdige Erscheinung nur als Kunstprodukt betrachten, weil ich sie auf Karmin-Präparaten nie gefunden habe. Ebensowenig ließ sie sich bei Anwendung von Ehrlich-Biondi, und auch von Böhmerschem Hämatoxylin nachweisen.

Spermatocyten.

Nach Vollendung der letzten Vermehrungsteilung tritt der Kern in die Prophase der ersten Reifungsteilung ein. Noch bevor die Zellteilung ganz vollendet ist, hat der Kern im allgemeinen begonnen, die Veränderungen zu zeigen, die normalerweise während dieses Stadiums eintreten. In dem Maße, wie die Chromosomengruppen sich von der Äquatorialplatte entfernen und den Polen nähern, werden sie immer dichter zusammengedrängt, bis die Umrisse der Chromosomen nur noch schwer verfolgt werden können. Diese Zusammenballung der Chromosomen geht noch weiter, bis sie schließlich ein dichtes Knäuel bilden, in welchem die Konturen der einzelnen Chromosomen nicht zu erkennen sind. Zuerst könnte man glauben, daß die Chromosomen zu einer festen Masse verschmolzen wären; diese Verschmelzung ist aber nur scheinbar. Diese scheinbare Verschmelzung ist nicht nur der Zusammenballung der Chromosomen zuzuschreiben, sondern sie beruht darauf, daß sich jedes Chromosom jetzt zu verlängern beginnt. Auf diesem Stadium wird eine Kernmembran gebildet, und die Tochterzellen haben sich vollkommen voneinander getrennt. Nach der Bildung der Kernmembran treten noch weitere Veränderungen in dem Chromatin auf. Zuerst färbt sich das Chromatin mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz, aber jetzt zeigt es eine geringere Fähigkeit, Farbstoffe anzunehmen und erscheint blasser. Nur an wenigen Stellen lassen sich tiefschwarz färbende Partikel erkennen, und es ist eine interessante Erscheinung, daß diese schwarz gefärbten Partikel entweder auf oder in der Oberflächenschicht des Chromatins liegen. Ich bin nicht in der Lage, zu entscheiden, ob sie Bestandteile des Chromatins sind oder dieses nur dicht berühren, da sie mir hier zum erstenmal begegnen. Nichtsdestoweniger bin ich geneigt, das letztere für wahrscheinlicher zu halten. Auf einem etwas späteren Stadium haben sich alle diese Partikel zu einem einzigen, stark färbbaren Körper vereinigt, dem Nucleolus. Das Auftreten der kleinen, färbbaren Körper darf vielleicht als der Anfang der Bildung des Nucleolus aufgefaßt werden. Wenn dies nicht der Fall ist, findet das Auftreten des Nucleolus gleichzeitig mit dem Verschwinden der Körper statt. Aus diesen Bildern könnte man geneigt sein zu schließen, daß der Nucleolus von überflüssigem Chromatin gebildet ist oder, wie GUENTHER (1904) meint, dieser Teil des Chromatins in den Nucleolus eingetreten ist, um sich für künftige Teilungen vorzubereiten. Dem aber widersprechen meine EHRLICH-BIONDI- und Karmin-Präparate aufs entschiedenste. In diesen ändert das Chromatin während des ganzen Stadiums nicht im geringsten seine Färbbarkeit. Die Präparate haben dagegen den Nachteil, daß die Bildung des Nucleolus nicht gut verfolgt werden kann, weil die Partikelchen durch das intensiver gefärbte Chromatin verdeckt werden. Wenn der Nucleolus gegen Ende dieses Stadiums sichtbar wird, ist es klar, daß er unmöglich Chromatin enthalten kann, da er sich fast genau wie das Plasma des Zellkörpers färbt. Es geht hieraus wohl mit Sicherheit hervor, daß das Material, das während dieses Stadiums den Nucleolus aufbaut, kein Chromatin enthält. Ob es eine von Chromatin ausgeschiedene Substanz ist, oder ob es infolge Osmose zwischen Kern und Protoplasma des Zellkörpers gebildet wird, wird später erörtert werden. Durch die Gestalt des Zellkörpers können die jüngsten Spermatocyten leicht von den Spermatogonien unterschieden werden, indem die einen eine kugelige, die andern mehr kegelförmige Gestalt besitzen. Das Wichtigste an der obigen Beschreibung ist, daß die Zusammenballung der Chromosomen so intensiv ist, daß ihr Verhalten in vielen Punkten erst aus ihrem späteren Schicksal erschlossen werden kann.

In den jüngsten Spermatocyten erster Ordnung habe ich nie die Centrosomen entdecken können. Sie treten erst auf viel späteren Stadien wieder deutlich erkennbar auf. Trotzdem es mir nicht gelungen ist, sie auf jüngsten Stadien zu erkennen, kann ich nicht GROSS (1904) zustimmen, der behauptet, es sei nicht wahrscheinlich, daß die Centriolen der letzten Vermehrungsteilung in den Spermatocyten bestehen bleiben. Vielmehr möchte ich die Unmöglichkeit, sie zu erkennen, dem Umstand zuschreiben, daß sie auf irgendeine Weise durch dunkler färbbare Massen von Chromatin oder Cytoplasma verdeckt sind. In den Spermatocyten erster Ordnung erscheint zuweilen etwas, was man als Spindelrestkörper auffassen kann. Eine ähnliche Struktur wird von Paulmier (1899) für *Anasa* beschrieben, aber bei unserm Objekt kann ich nicht mit Sicherheit deren Gegenwart behaupten.

Während dieses ganzen Stadiums war es mir nicht möglich, eine Eigentümlichkeit in dem Verhalten irgendeines Chromosomenpaares festzustellen. Dies mag eine Folge der Chromosomenzahl und ihrer geringen Größe sein. Wenn Chromosomen, aus denen sich das accessorische Chromosom entwickelt, auf diesem Stadium zugegen sind, so ist es mir nicht gelungen, eine Spur von ihnen wahrzunehmen. Ebensowenig würde sich das accessorische Chromosom durch irgendeine Eigentümlichkeit während der späteren Stadien auszeichnen. So muß die Frage nach Gegenwart oder Abwesenheit, vorläufig wenigstens, unbeantwortet bleiben.

Die kompakte Masse, welche mehr oder weniger im Centrum des Kerns liegt, fängt an, sich aufzulockern. Dies macht sich zuerst dadurch erkennbar, daß heller gefärbte Stellen in der dunkel tingierten Masse erscheinen. Nach Behandlung mit Alaun-Karmin und Bleu de Lyon zeigt es sich, daß diese hellen Punkte zwischen den Schlingen des Chromatins Zwischenräume darstellen. Auf diesem Stadium erscheint das Chromatin als ein vielfach verschlungener und aufgeknäuelter Faden oder als Fadengemenge. Auf dem Fadenknäuel liegt der rundliche Nucleolus. Es ist auf diesem Stadium unmöglich, zu konstatieren, ob ein echtes Spirem-Stadium vorliegt. Da man eine Anzahl freier Enden deutlich unterscheiden kann, wäre es möglich, daß man es mit einzelnen Fäden zu tun hat, nicht mit einem kontinuierlichen Spirem, also mit einer Anzahl von kurzen Schlingen, deren Zahl mit der Chromosomenzahl der Spermatogonien übereinstimmt. Die Auflockerung schreitet fort, und man könnte glauben, es mit einem echten Spirem zu tun zu haben. Wenn dies auch der Fall wäre, könnte man doch nicht alle vorhandenen freien Enden als Stellen, wo die Schlingen durchgeschnitten sind, erklären. Einige dieser Enden könnten zwar dieser Tatsache zugeschrieben werden, aber, meiner Meinung nach, nicht alle. Doch kann ich trotz genauer Untersuchung vieler Schnitte nicht mit hinreichender Gewißheit entscheiden, ob ein einziger, aufgeknäuelter Chromatinfaden vorliegt, oder nur eine Anzahl kleiner Bruchstücke. Indessen kann man ein wenig später konstatieren, daß, falls ein einziger Faden jemals vorhanden war, dieser dann in eine große Zahl kurzer, unregelmäßiger, schlingenförmiger Bruchstücke zerfallen ist (Fig. 18, 19). Diese werden auf der Oberfläche rauh und uneben und senden hier und da zarte Seitenzweige von Linin aus, auf die ein Teil des Chromatins wandern kann. Die Schlingen nehmen dann weiter an Länge und Unregelmäßigkeit der Umrisse zu, aber nehmen noch nicht den ganzen Kernraum ein, sondern halten sich mehr in dem Teil des Kernraums auf, in dem der Nucleolus liegt.

Zu dieser Zeit beginnen an den Chromatinfäden wichtige Veränderungen vor sich zu gehen. Oben wurde beschrieben, wie das Chromatin in dünnen Fäden in einem Teil des Kernraums verteilt lag; jetzt aber fangen sie an, wieder regelmäßige Umrisse anzunehmen und eine feste Anordnung (Fig. 22—25) zu zeigen. Sie werden deutlich **U**-förmig — zwar sind sie zuerst nicht alle von gleicher Länge (Fig. 26—27) —, und die freien Enden convergieren gegen den Nucleolus hin. Es war unmöglich, die Anzahl der auf diesem Stadium vorhandenen Schleifen festzustellen, aber ihr weiteres Schicksal überzeugt mich, daß sie mit der in den Spermatogonien vorhandenen Chromosomenzahl übereinstimmt. Nun legen sich diese Schleifen paarweise dicht nebeneinander, so daß sie ihrer ganzen Länge nach parallel verlaufen (Fig. 28). Dies ist der Anfang, wie wir später sehen werden, einer longitudinalen Conjugation zweier univalenten Chromosomen.

Die Doppelschleifen nehmen sehr an Länge zu, bis sie den ganzen Kernraum ausfüllen. Dabei weichen die einzelnen Schleifen ein wenig auseinander. Dann legen sie sich dicht an die Kernmembran an, vielleicht im Sinne einer Erhöhung des Stoffwechsels zwischen ihnen und dem Zelleib. Das Längenwachstum hat noch eine Veränderung der Schleifen verursacht (Fig. 29), die ich als eine Vorbereitung für das wichtigste Stadium der ganzen Reifung betrachte. Die Veränderung ist nämlich die, daß das Chromatin jeder Schleife in eine Anzahl kleiner, runder, gleichgroßer Mikrosomen zerfällt, welche auf den Lininfäden gleich verteilt liegen. Eine bemerkenswerte Tatsache, die zuerst sicher übersehen wird, ist die, daß die Zahl der Mikrosomen bei den beiden Schleifen eines Schleifenpaares die gleiche ist. Diese Übereinstimmung in der Mikrosomenzahl jeder Schleife eines Schleifenpaares wird wohl nicht zufälliger Natur sein. Wie oben erwähnt, ist dies nur die Vorbereitung für das nächste Stadium — das wichtigste des ganzen Reifungsprozesses.

Auf diesem Stadium nähern sich die beiden Schleifen jedes Paares, die schon ein wenig auseinander gerückt waren, wieder einander und zwar so, daß sie einander parallel liegen und jedes Chromatinkörnchen oder Mikrosom der einen Schleife dem korrespondierenden der andern

Schleife genau gegenüberliegt (Fig. 30). Die Mikrosomen nähern sich einander immer mehr, bis sie sich berühren und schließlich eine »Conjugation« der korrespondierenden Mikrosomen oder Chromatinkörnchen stattfindet (Fig. 31). Es ist bemerkenswert, daß die Conjugation der Chromosomen erst dann eintritt, wenn die Mikrosomen sichtbar sind. Während dieser Conjugation der Mikrosomen ist das aus der Conjugation hervorgehende Chromosom aus einer Anzahl von ziemlich großen, runden Chromatinteilchen zusammengesetzt, die untereinander durch zwei zarte Lininfäden verbunden sind und so ein strickleiterähnliches Aussehen hat. Dieses »Strickleiterstadium« (Fig. 31) scheint eine Zeitlang anzudauern, und findet sich ziemlich häufig in einigen Hoden, während man ihm in andern nicht so oft begegnet. Bald jedoch teilt sich jede durch Aneinanderlegen entstehende Schleife wieder in zwei Hälften, und zwar sieht man, daß dies dadurch verursacht wird, daß jedes der oben-erwähnten Chromatinteilchen sich in zwei Teile trennt (Fig. 32—36), ähnlich denen, die vorhanden waren, ehe die Conjugation stattfand. Die Bedeutung dieser Conjugation und späteren Teilung der Chromatinkörnchen wird später erörtert werden. Die Mikrosomen der Einzelfäden sind, zuweilen schon bevor die Teilung der Doppelfäden vollendet ist, in der Längsrichtung der Fäden verlängert, erscheinen also spindelförmig. Die Mikrosomen desselben Einzelfadens kommen dann miteinander in Berührung und verschmelzen schließlich, so daß ein zusammenhängendes Band entsteht. Dies tritt indessen meistens erst nach der Teilung ein. Dann ist also auf jeder einzelnen Schleife ihrer ganzen Länge nach das Chromatin gleichmäßig verteilt, so daß der Lininfaden vollständig bedeckt und unsichtbar ist. Jetzt findet eine Verkürzung der Chromatinschleifen statt, aber man kann noch immer wahrnehmen, daß jede Schleife aus einer Reihe von Chromatinkörnchen besteht, die sich berührt haben, so daß schließlich jede Schleife ein rosenkranzartiges Aussehen angenommen hat (Fig. 37, 38).

Die Verdickung und Verkürzung jedes Schleifenpaares schreitet fort, und es ist interessant zu beobachten, daß jedes Paar sein besonderes Kondensationscentrum besitzt, so daß endlich die Paare durch den ganzen Kernraum zerstreut liegend gefunden werden. Auf diesem Stadium konnte man in einigen Zellen eine helle Linie bemerken, die in der Mitte jedes Fadens der ganzen Länge nach sichtbar ist. Diese Linie muß man, meiner Auffassung nach, als das erste Anzeichen einer späteren Längsteilung betrachten.

Wenn die Chromatinfäden ihre größte Länge erreicht haben, und nachdem die Conjugation und spätere Trennung vollendet ist, beginnt der Nucleolus Zeichen des Zerfalls zu zeigen. In einigen Fällen wird er rauh und gekörnt, in andern findet man in Abschnürung begriffene Knospen, oder schließlich kann der Nucleolus eine tiefe Einschnürung in der Mitte zeigen, als ob er im Begriff wäre, in zwei Teile zu zerfallen (Fig. 85). Alle diese Tatsachen müssen als Auflösungsvorgänge aufgefaßt werden, da man auf einem etwas späteren Stadium deutlich wahrnehmen kann, wie durch den Kernraum eine Anzahl kleiner Teilchen zerstreut liegen, die eine deutliche Plasmareaktion zeigen, indem sie sich entweder dem Zellplasma gleich oder ein wenig dunkler oder heller färben. In andern Zellen geht der Nucleolus nicht zugrunde, bevor die Kernmembran sich ganz aufgelöst hat und Plasma und Zellsaft sich miteinander vermischt haben.

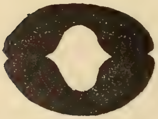
Es wird von Interesse sein, das tinktorielle Verhalten der Kernbestandteile der verschiedenen Stadien bei den oben beschriebenen Veränderungen zu betrachten. Während das Chromatin sich in dem segmentierten Spirem-Stadium befindet, erscheint es mit Eisenhämatoxylin-Eosinfärbung blaßrötlich, so daß es beinahe vollständig dem Zellplasma gleicht. Dagegen hat der Nucleolus seine tiefschwarze Färbung beibehalten. Vergleichen wir hiermit Präparate, die einer Doppelfärbung mit Alaun-Karmin und Bleu de Lyon unterzogen wurden, so ergibt sich folgendes Bild. Alle chromatinhaltigen Kernbestandteile sind leuchtendrot gefärbt. Der Nucleolus dagegen erscheint blaßbläulich, zeigt also Plasmareaktion. Umgekehrt erscheint bei Hämatoxylin-Eosinfärbung das Chromatin blau, der Nucleolus dagegen blaßrosa wie das Zellplasma. Eine ähnliche scharfe Differenzierung zwischen dem Chromatin und dem Nucleolus wird durch verschiedene andre Farbstoffe hervorgerufen, z. B. bei EHRLICH-BIONDI-Färbung ist das Chromatin grün, der Nucleolus dagegen braunrot oder rot. Dieses Verhalten beweist wohl mit Sicherheit, daß Eisenhämatoxylin nicht nur Chromatin färbt und deshalb nie ohne Kontrolle angewandt werden darf, wenn es darauf ankommt, die An- oder Abwesenheit von chromatischer Substanz zu konstatieren.

Indem wir von dieser Abschweifung wieder zurückkehren, wollen wir die weitere Umwandlung der Chromosomen verfolgen. Die beiden Spalthälften jedes Paares liegen gewöhnlich einander parallel, können sich aber auch umeinander wickeln. Die Verkürzung geht weiter, bis schließlich die beiden Teile Stäbchenform angenommen haben (Fig. 39). Die beiden Stäbchen eines Paares bilden also ein bivalentes Chromosom.

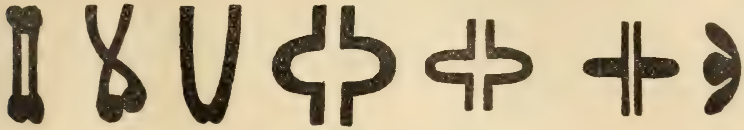
Auf diesem Stadium, wenn jede Hälfte der bivalenten Chromosomen sich verkürzt und verdickt hat, beginnt die Oberfläche rauh und gezackt zu werden. Gleichzeitig werden eine große Zahl zarter Lininfäden ausgesandt, die nach allen Richtungen hin den Kernraum durchdringen und sich an der Kernmembran befestigen, vielleicht auch mit ähnlichen Fäden sich vereinigen, die von den andern Chromosomen kommen. Dieses ist nur ein Übergangsstadium, und muß sehr rasch durchlaufen werden, da es nur auf sehr wenigen Schnitten sichtbar ist.

Die jetzt auftretenden Veränderungen gehen ebenfalls ziemlich schnell vor sich und sind schwer zu beobachten. Ich glaube aber mit ziemlicher Sicherheit die nächsten Stadien in folgender Weise aneinander reihen zu dürfen.

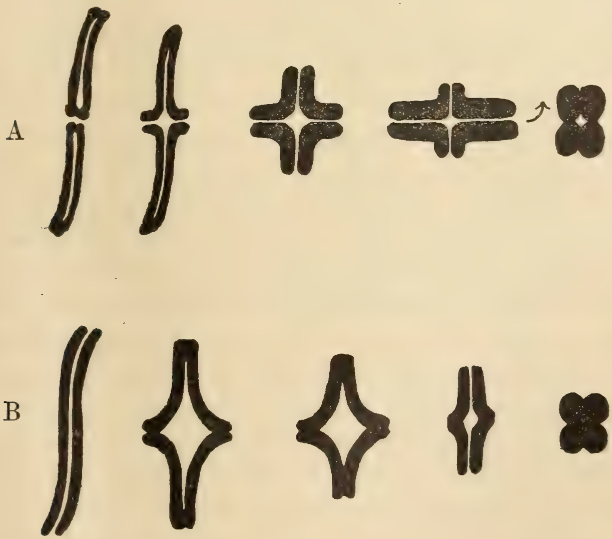
Die Doppelchromosomen werden kompakter, zu kurzen schmalen Stäbchen. Dieser Prozeß nimmt offenbar eine beträchtliche Zeit in Anspruch, und so können alle Phasen der Chromatinverdickung ziemlich vollständig aufgefunden werden. Jede Hälfte eines Paares verkürzt sich noch weiter, und dann krümmen sich beide Hälften in der Weise, daß ein ovaler Ring gebildet wird. Die Enden der Stäbchen liegen an den spitzeren Polen und berühren sich innig, jedoch tritt keine Verschmelzung ein. Die Krümmung der Stäbchen schreitet fort, bis man schließlich einen kreisförmigen Ring erhält, an dem jedoch Einkerbungen die Enden der früheren Stäbchen anzeigen. Dies wäre der einfachere Fall der vorkommenden Veränderungen, aber oft tritt die Krümmung der Stäbchen in der Mitte nicht ein. Die Chromatinringe verändern sich so, daß eine auffallende Ähnlichkeit mit »Tetraden« entsteht, wie sie von so vielen Forschern beschrieben sind. Dies kommt auf folgende Weise zustande. Das Chromatin vieler Ringe verdickt sich nach den Enden zu, so daß es das in Textfig. 2 angegebene Aussehen zeigt. Diese tetradenartigen Gebilde sieht man in Fig. 48 noch deutlicher. Es kommen Kreuze und **8**-förmige Figuren vor, während man in einigen Fällen noch weitere Modifikationen wahrnehmen kann, die möglicherweise durch die verschiedenen benutzten Reagenzien verursacht werden. Einige dieser Modifikationen sind in Textfig. 3 dargestellt. Die Entstehung der **V**-förmigen Figuren kann erklärt werden, wenn wir annehmen, daß die Verbindung zwischen den beiden Einzelchromosomen an einem Ende sich gelöst hat. Die kreuzförmigen Figuren sind vielleicht ebenso zu erklären, wie es nach A. und K. E. Schreiner bei *Salamandra*, *Spinax*, *Myxine* und *Tomopteris* ist (vgl.


Textfig. 2.
Tetradenähnliches Chromosom.

ihre Fig. 22, 72, 108, 112). Sicherlich nicht in der Weise, wie GROSS die kreuzförmigen Chromosomen bei *Syromastes* deutet. Das geht schon aus der Entwicklung der Chromosomen bei *Dytiscus* hervor. Die weitere Entwicklung der Kreuze kann man am besten aus der Textfig. 3 ersehen. Ein Beweis für meine Auffassung ist der Umstand, daß die Enden der Seitenschenkel, welche am längsten sind, dadurch sich von den andern auszeichnen, daß sie glatt sind und keine Spur einer Einkerbung, wie sie die andern immer zeigen, aufweisen. Diese Schenkel sind diejenigen Schenkel, die den Spindelfasern während der ersten Reifungsteilung parallel liegen. Die **8**-förmigen Figuren entstehen infolge einer Kreuzung der univalenten Elemente. Diese Kreuzung kommt auf früheren Stadien der Chromosomenentwicklung häufig vor.



Textfig. 3.
Verschiedene Formen von bivalenten Chromosomen.



Textfig. 4.
A. Bildung der Tetraden von *Syromastes* nach GROSS. — B. Bildung der Tetraden von *Anasa* nach PAULMIER.

Bevor jedoch die Chromosomen ihre Stellung in der Äquatorialplatte einnehmen, verschwindet diese Verschlingung, und das Resultat ist ein einfaches ringförmiges Chromosom. Das Schema in Textfig. 3 zeigt, wie die verschiedenen Formen der zweiwertigen Chromosomen aus einer paarweisen Anordnung der univalenten Chromosomen hervorgegangen sind. Meine Auffassung der Chromosomenentwicklung weicht entschieden von den Ansichten von Montgomery und von Gross ab, aber die Erörterung der Unterschiede behalte ich mir für die Vergleichung am Schluß vor (Textfig. 4).

Erste Reifungsteilung.

Nachdem die Kernmembran verschwunden ist und die Bildung der Spindel begonnen hat, beginnen die Chromosomen sich zur Äquatorialplatte anzuordnen (Fig. 49). An jedes bivalente Chromosom heften sich vier Spindelfasern, und zwar an jede Längshälfte zwei. Die Chromosomen begeben sich nicht gleichzeitig in die Äquatorialplatte, denn man sieht oft, daß ein oder zwei zurückbleiben, wenn die andern sich schon geordnet haben. Bevor die Teilung beginnt, haben alle Chromosomen ihre Stellung in der Äquatorialplatte eingenommen (Fig. 50, 51). In einigen Fällen können Chromosomen beobachtet werden, die die typische äußere Gestalt noch nicht erreicht zu haben scheinen, wenn die Teilung beginnt. In andern Fällen zeigen nur einige der Chromosomen in der Äquatorialplatte die charakteristische Ringform, während alle andern das Aussehen zweier dicht aneinander liegender Stäbchen haben, die in der Mitte ein wenig auseinander gerückt sind, und so eine winzige Lücke zwischen sich einschließen (Fig. 52). Die ringförmigen und ähnlich geformten Doppelchromosomen nehmen ihre Stellung in der Äquatorialplatte so ein, daß die Enden der univalenten Teile nicht nach den Polen zu gerichtet sind, sondern in der Äquatorialebene (Fig. 50—54) liegen. Es war schwierig, zu entscheiden, wie die Kreuze in der Äquatorialplatte angeordnet sind, aber nach Untersuchung einiger Zellen, in denen sie vorkamen, glaube ich mit Sicherheit behaupten zu dürfen, daß sie sich so stellen, daß die Mitte jedes einwertigen Chromosomteils nach den Polen zu gerichtet ist. Das stimmt also mit der Anordnung der andern Chromosomen überein. Die außenliegenden Chromosomen bilden nun ungefähr einen Ring, während die andern innerhalb desselben liegen und ungefähr in konzentrischen Kreisen angeordnet sind. Dies ist die typische Lagerung der Chromosomen in der Äquatorialplatte, aber Ausnahmen hiervon kommen nicht selten vor. Zuweilen liegen ein oder zwei Chromosomen überhaupt außerhalb des äußeren

Kreises, oder es zeigen die innerhalb des äußeren Kreises gelegenen Chromosomen keine bestimmte Anordnung. Es folgt also, daß sich alle Chromosomen zur ersten Reifungsteilung in der oben beschriebenen Weise so aufstellen, daß die Mittelpunkte ihrer univalenten Teile nach den Polen zu gerichtet sind. Jetzt findet die erste Reifungsteilung statt. Darin sind die Ringe und andre Chromosomenformen in der Äquatorialebene geteilt, so daß die univalenten Teile, die Einzelchromosomen, die sich während der Synapsis parallel aneinander gelegt hatten, voneinander getrennt sind. In den Ringen sind die Punkte, wo die Teilung stattfindet, diejenigen, die durch eine Einkerbung ausgezeichnet sind. Demnach ist die Teilung eine Reduktionsteilung im Sinne WEISMANNS. Denn sie bedeutet die Trennung der beiden univalenten Chromosomen, die sich während der Synapsis parallel aneinander gelegt hatten (Fig. 55). Die Anordnung der Spindelfasern bietet einen weiteren Beweis für meine Auffassung. An jede der ursprünglichen Hälften sind zwei Spindelfasern befestigt, die von einem Pol kommen.

Während des Auseinandergehens der Chromosomenhälften kommt es oft vor, daß an einem Ende des Chromosoms die Trennung vollendet ist, während das andre Ende unverändert bleibt. Das bivalente Chromosom wird dann zu einem feinen Faden ausgezogen, der schließlich in der Mitte reißt (Fig. 56, 57). Während die Chromosomen auseinandergehen und den Polen zuwandern, bleiben die Hälften jedes Chromosoms noch geraume Zeit vermittels einiger stark färbender Fasern miteinander verbunden. Diese Fasern sind von GROSS (1904) bei *Syromastes* und von verschiedenen andern Beobachtern bei manchen Insekten und andern Tieren beschrieben worden. GROSS betrachtet dies als Beweis für eine Querteilung der bivalenten Tetraden und eine gleichzeitige Längsteilung der univalenten Teile der Tetraden, und daß eine Postreduktionsteilung stattfindet.

Unglücklicherweise sind alle meine Präparate, die dieses Stadium zeigen, mit Eisenhämatoxylin behandelt, und so ist es unmöglich, zu konstatieren, ob die Fäden Chromatinfäden sind oder nicht. Jedenfalls kann ihre Gegenwart nicht, wie GROSS es getan hat, zum Beweis dafür benutzt werden, daß eine Längsteilung jedes univalenten Teils des bivalenten Chromosoms stattfindet.

Oft hat, bevor die Chromosomen sich in der Äquatorialplatte geteilt haben, das Centrosom an jedem Pol eine hantelförmige Gestalt angenommen und teilt sich bald in zwei Teile. Dies ist das erste Anzeichen einer Vorbereitung für die zweite Reifungsteilung. Während der Annäherung an die Pole werden die dyadenähnlichen Chromosomen etwas dicker und kürzer, und dann verschwinden allmählich die Verdickungen an den Enden.

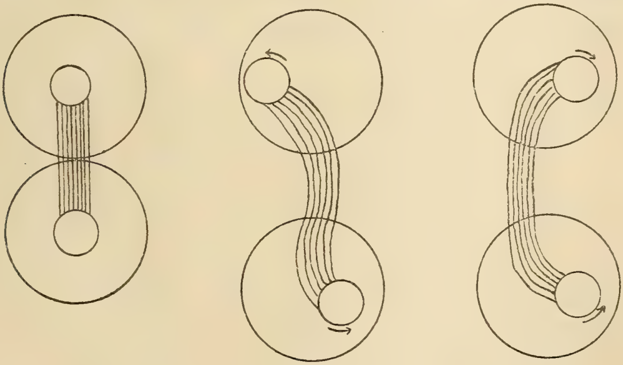
Wenn die Tochterchromosomengruppen die Pole erreicht haben, lösen die Spindelfasern ihre Verbindung mit ihnen und ziehen sich nach der Mitte der Zelle zurück. Die erste Andeutung der Teilung des Zellleibes erscheint als eine geringe ringförmige Einschnürung. Auf den Spindelfasern bemerkt man an der Stelle, wo später die Teilung stattfinden wird, kleine, sich stark färbende Verdickungen, welche die Mittelplatte bilden. Bald wird eine zarte Querwand gebildet, und die Zelle schnürt sich immer tiefer ein, bis zur völligen Durchteilung. Während der Durchschnürung des Zelleibes haben die beiden Teile, die Tochterzellen, an Länge zugenommen, so daß sie eine elliptische Gestalt besitzen.

Zweite Reifungsteilung.

Meine Beobachtungen auf diesem Stadium sind lückenhaft, da die Anfangsstadien nicht in allen Hoden angetroffen wurden, jedoch kommen die späteren Stadien häufiger vor. Bei der Annäherung der Chromosomen an die Pole drängen sie sich dicht zusammen, wie auf dem entsprechenden Stadium nach der Spermatogonienteilung. Gleichzeitig mit dieser Zusammendrängung findet eine Gestaltsveränderung der Chromosomen statt. Die dyadenförmigen Chromosomen verlieren allmählich ihre dyadenähnliche Gestalt und werden mehr ellipsenförmig. Die andern Chromosomenformen werden ebenfalls elliptisch, doch können einige ihre stäbchenähnliche Gestalt noch beibehalten. Nun verteilen sie sich durch den ganzen Kernkörper. An einigen Chromosomen kann man eine geringe Einkerbung an den Enden wahrnehmen, die als die erste Andeutung einer späteren Längsteilung aufgefaßt werden muß. Dieses Stadium der Verteilung der Chromosomen dauert längere Zeit an und ist zweifellos eine Art Ruhestadium, das zwischen der ersten und zweiten Reifungsteilung auftritt. Ähnliche Stadien sind von Schreiner (1906) bei *Myxine* und *Spinax* und von Zweiger (1906) bei *Forficula* beschrieben worden. Während dieses »Ruhestadiums« tritt jedoch keine Disintegration und Reorganisation der Chromosomen ein, sondern sie bleiben während dieser ganzen Phase ungeändert. Es ist schwierig, festzustellen, ob eine Kernmembran vorhanden ist. Auf einem Stadium, welches in mehreren Zellen sichtbar ist, ist eine stärkere Ansammlung des Plasmas nach der Peripherie der Zelle zu wahrzunehmen.

Die Chromosomen geben jetzt ihre zerstreute Anordnung auf und lagern sich in der Äquatorialplatte in der Weise an, daß die äußeren einen Kreis bilden. Je zwei von den Polen ausgehende Spindelfasern heften sich an jede Seite der Chromosomen an, so daß deren Längsachse in der Äquatorialplatte liegt (Fig. 58). Die verschiedenen Phasen in der Anordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte sind nur sehr schwer zu verfolgen, doch glaube ich im Recht zu sein, wenn ich behaupte, daß die Längsachse in der Äquatorialplatte liegt, denn in einer Anzahl von Fällen kann an den Enden einiger Chromosomen eine leichte Einkerbung unterschieden werden. Während der zweiten Reifungsteilung teilen sich die Chromosomen längs der durch diese Einkerbungen angedeuteten Linie. Also findet in der zweiten Reifungsteilung eine Längsteilung jedes univalenten Chromosoms statt. Das Auseinandergehen der Hälften jedes univalenten Chromosoms verläuft ganz normal (Fig. 59, 63).

Die Teilung des Zelleibes hingegen bietet verschiedene hochinteressante Tatsachen. Die Spindelfasern verlieren ihre Verbindung mit den Chromosomen nicht, bis die Kernmembran sich zu bilden beginnt. Sie bleiben ziemlich lange in enger Verbindung mit der Kernmembran, und während dieser Zeit geht eine eigentümliche Veränderung mit dem Zellplasma innerhalb der Zellmembran vor sich. Diese Veränderungen sind in Fig. 64 dargestellt, wo eine deutliche **S**-förmige Anordnung der Spindelfasern zu sehen ist. Fig. 65 zeigt eine andre Anordnung, wo eine bogenförmige Figur entsteht. Ähnliches bildet HENKING bei *Pyrrhocoris* ab.



Textfig. 5.

Es handelt sich jetzt um die Entstehungsursachen der eben beschriebenen Gebilde. Ich bin der Meinung, daß diese Figuren der Spindelfasern durch eine Drehung des Kerns innerhalb der Zellmembran hervorgerufen werden. Die **S**-Form entsteht durch eine Drehung der beiden Kerne in derselben Richtung, der Bogen durch eine Drehung der Kerne im entgegengesetzten Sinne. Die Schemata in Textfig. 5 werden dies besser veranschaulichen.

Nährzellen.

In dem Teil des Hodens, wo die Spermatogonien in Spermatocyten erster Ordnung sich geteilt haben, degenerieren innerhalb bestimmter Cysten alle Zellen. Es fragt sich nun, ob man dies als Kunstprodukt, normalen oder abnormalen Vorgang betrachten muß. Diese Erscheinung kann man nicht als pathologisch betrachten, da in allen untersuchten Hoden solche Cysten, obgleich in ganz verschiedener Zahl, vorhanden sind. Im allgemeinen geschieht diese Degeneration in folgender Weise. In dem Kernraum fließen an verschiedenen Stellen die Chromatinkörnchen zusammen und bilden sich zu großen, Farbe begierig aufnehmenden Klümpchen, die zuerst unregelmäßig, später aber linsenförmig sind, sich dann an die Kernmembran anlegen und dort eine Zeitlang bleiben (Fig. 73). Nach kurzer Zeit rücken alle diese Klümpchen zusammen und verschmelzen, und so entsteht eine solide Masse, dabei sind aber in einigen Fällen auch mehrere kleinere Klümpchen vorhanden, statt des einen großen. Zur gleichen Zeit, in vielen Fällen wenigstens, aber nicht immer, verschwindet die Kernmembran. Bis jetzt ist das Cytoplasma des Zelleibes unverändert geblieben, dann geht es auch zugrunde und bildet mit dem Chromatin zusammen eine homogene Masse (Fig. 74), die eine kugelige oder polyedrische Gestalt annimmt, je nach der ursprünglichen Form der Zelle. Der zweifache Ursprung dieser homogenen Masse läßt sich noch nach längerer Zeit dadurch erkennen, daß die äußere Schicht sich nicht so dunkel wie der centrale Teil färbt. Ein andres Zeichen der Entartung, das vor dem Anfang der Degeneration des Kernes oder gleichzeitig erscheinen kann, ist das Zurückziehen der in einer Cyste enthaltenen Zellen von der Cystenwand. Die Cystenzellen können schon frühzeitig total verschwinden, oder, wenn auch degeneriert, sichtbar bleiben selbst bis zu dem Stadium, wo in Nachbarcysten die Spermatozoen fast ganz ausgebildet sind. Die Tatsache, daß solche Cysten mit degenerierenden Zellen an jener Stelle vorhanden sind, wo die größte Zunahme an Masse und in den einzelnen Zellen die stärkste Veränderung des Protoplasmas und Kernsubstanz stattfindet, macht es sehr wahrscheinlich, daß die degenerierenden Zellen nichts andres als Nährzellen sein können, die auf irgendeine Weise von den danebenliegenden Zellen oder Cysten verbraucht werden. Deshalb könnte man sie mit den von KORSCHELT und andern beschriebenen Nährzellen in den Ovarien der Insekten vergleichen. Bei *Ascaris* (HERTWIG 1890) und auch bei *Pyrrhocoris* (HENKING 1892) wurden ähnliche Zellen beobachtet und dort als »degenerierende Zellen« betrachtet. Bei *Cicada* und *Caloptenus* (WILCOX 1897) kommen solche Cysten und Zellen vor, aber in diesem Fall ist keine Funktion angegeben. Auch PAULMIER (1899), der dieselben bei *Anasa* vorkommenden Zellen beschreibt, ist der Meinung, daß sie Nährzellen sind, die später von benachbarten Spermatocyten gebraucht werden.

Es ist sehr bemerkenswert, daß bei *Dytiscus* solche Cysten auf die Zone zwischen den Spermatogonien und den Spermatocyten erster Ordnung nicht beschränkt sind, sondern in den Hodenschläuchen vom ersten Stadium der Spermatocyten bis zum Ende der Umwandlung der Spermatiden vorkommen können. Auf allen Stufen der histologischen Ausbildung der Spermien bilden sich neue Cysten infolge der Entartung der enthaltenen Zellen, sei es von Spermatocyten, sei es von Spermatiden. Die Anwesenheit und die Bildung solcher Cysten auf verschiedensten Stufen der Entwicklung steht im Gegensatz zu PAULMIERS Angabe über *Anasa*, wo sie auf die Zone zwischen Spermatogonien und Spermatocyten beschränkt sind.

Betrachten wir nun, in welchem Stadium die Veränderungen in den Zellen stattfinden. Im allgemeinen sind die Kerne im Ruhezustand begriffen, und dies sieht man am besten bei den Spermatocyten erster Ordnung, wo eine große Anzahl von Cysten degenerieren, um eine genügende Menge von Nährsubstanz zu erzeugen für die Zellen, welche, wie das normale Verhalten ist, die ganze Entwicklung durchlaufen. In den Zellen andrer degenerierenden Cysten sind in nicht sehr seltenen Fällen die Chromosomen in der Äquatorialplatte gelagert (Fig. 75), die Centrosomen sichtbar und ist auch die Spindel vollständig ausgebildet, doch lassen sich in der Cyste unzweifelhafte Anzeichen von Degeneration nachweisen. Man sieht zunächst, daß die Zellen von der Cystenwand etwas zurückgezogen sind und einen leeren Raum ringsherum lassen. Nun beginnen die Chromosomen sich an verschiedenen Stellen zusammenzuballen, und auch zur gleichen Zeit treten Veränderungen der Spindelfasern ein; die letzteren weichen von den Centrosomen ab, färben sich stärker und verschwinden schließlich, vielleicht durch Zurückziehen in die von Chromosomen gebildeten Chromatinklümpchen. Kurz nachher durchlaufen die Chromatinklümpchen und das Zellplasma zusammen die gewöhnlichen, schon früher geschilderten Degenerationsvorgänge.

Möglicherweise degenerieren auch Zellen einer Cyste, die sich eben geteilt haben, deren Chromosomen also eben auseinanderrücken, doch noch bevor die beiden Chromosomengruppen an den Polen angekommen sind. Das erste Anzeichen ist in diesem Fall das, daß jede Verbindungsfaser zwischen den beiden Chromosomengruppen sich unregelmäßig krümmt, dann sich von ihnen loslöst und schließlich zugrunde geht. Die Spindelfasern, die zwischen den Centrosomen und den benachbarten Chromosomengruppen verlaufen, lösen sich von den Centrosomen ab, krümmen sich unregelmäßig, nehmen rauhe und zackige Umrisse an und verschwinden schließlich. Meiner Auffassung nach geht in diesen degenerierenden Zellen das Centrosom auf diesem Stadium auch zugrunde, da es mir nicht gelungen ist, es in der Zelle auf irgend einem späteren Stadium zu erkennen. Gleichzeitig mit dem Verschwinden des Centrosoms teilt sich jede Chromosomengruppe in kleine, unregelmäßige, kugelige oder polyedrische Klümpchen, die bald auseinander weichen, erst später wieder miteinander verschmelzen und die gewöhnliche, obenerwähnte, solide Masse bilden. Vor dem Zerfall jeder Chromosomengruppe konnte man nicht konstatieren, ob die einzelnen Chromosomen miteinander verschmelzen oder nicht. Aus dem Grund aber, daß die Chromosomengruppen in unregelmäßige Klümpchen sich teilen, muß man schließen, daß eine Verschmelzung stattgefunden habe.

Noch zwei andre Formen, unter denen sich die Degeneration vollzieht, können vorkommen, obwohl nicht so häufig wie die oben beschriebene Art und Weise. In beiden Fällen beginnt die Degeneration im Kern, während das Plasma anfangs noch normal bleibt. Das Chromatin im ersten Fall ist in Fäden angeordnet; diese Fäden lassen aber bald Anzeichen von Degeneration erkennen und sind schließlich im Kernraum als Kette von Ringen verteilt (Fig. 76). Im zweiten Fall verliert das Chromatin seine Anordnung in Fäden, klumpt sich mehr und mehr zusammen und bildet schließlich ein mit Vacuolen durchsetztes Klümpchen (Fig. 77). Hier bleibt das Plasma ganz normal, und nur der Nucleolus und die Kernmembran sind verschwunden.

Wenn wir eine mit degenerierenden Zellen versehene Cyste verfolgen, so sehen wir, daß, falls sie schon vor der Ausbildung der Spermien nicht resorbiert ist, viele Veränderungen während der Ausbildung der Spermien an der Cyste auftreten. Der Kern der Cystenwand degeneriert in ähnlicher Weise wie die Cystenzellen, und schließlich ist die Cystenwand in kleine Stücke zerbrochen. Infolgedessen liegen die kleinen Reste von der Cystenwand und von den degenerierenden Zellen frei zwischen den reifenden Spermien.

In den Hodenschläuchen ist an bestimmten Stellen eine Art von

Achse gebildet worden, und dies hängt mit dem Vorhandensein der oben beschriebenen Zellen so eng zusammen, daß es angebracht ist, wenn wir hier die »Achse« einer kurzen Betrachtung unterwerfen. Diese »Achse« besteht aus Bindegewebe, das mit großen, viel Chromatin enthaltenden Kernen versehen ist. Manchmal liegt ringsherum ein Band, oder richtiger ein Schlauch von Cysten, in denen die Zellen auf verschiedenen Stufen von Degeneration begriffen sind, sehr häufig jedoch fehlt der Schlauch vollständig. Wie ist diese centrale Achse entstanden? Wenn man die Achse an verschiedenen Stellen und in verschiedenen Schläuchen untersucht, kann man kleine Hohlräume zerstreut sehen, in denen man stark färbbare Körperchen von sehr verschiedener Größe findet. Letztere sind dem in degenerierenden Cystenzellen vorkommenden Körperchen auffallend ähnlich. Manchmal kann man auch die Grenze zwischen den einzelnen Cysten wenigstens für kurze Strecken verfolgen, und dies ist meines Erachtens so zu erklären, daß die angrenzenden Schichten der Cystenwände aufgelöst oder irgendwie verloren gegangen sind. Alles dieses möchte ich als Beweis für meine Auffassung hinstellen, daß die Achse aus den Resten von degenerierten Cysten besteht. Die dichte Struktur des Protoplasmas der Achse läßt sich auch zum Teil folgenderweise erklären: Die an der Membran des Hodenschlauches liegenden Cysten nehmen infolge von wiederholten Teilungen ihrer Zellen an Größe zu, und, da die Wände des Hodenschlauches nicht ausdehnbar sind, müssen die Cysten nach innen zu sich verlängern und infolgedessen gegen den inneren Teil einen starken Druck ausüben.

Es handelt sich jetzt darum, wie und wozu die entarteten Zellen und Cysten aufgebraucht werden. Werden sie einfach aufgelöst und ohne weiteres direkt von entwicklungsfähigen Nachbarcysten mittels einer Art von Osmose aufgenommen, oder werden sie zunächst von den Kernen der Cystenwandzellen absorbiert? Ich halte das letztere für mehr wahrscheinlich, da meine Beobachtungen mich zu der Vermutung geführt haben, daß der Kern der Cystenwand eine große Rolle in der Auflösung der enthaltenen Zellen spielt. Was für Veränderungen treten zunächst in den Kernen der Cystenwände auf? Das Chromatin ist, wie oben erwähnt, in großer Menge vorhanden und bietet dasselbe Bild wie der ruhende Kern der Spermatogonien. Nun aber treten wichtige, das Gesamtbild betreffende Veränderungen auf. Die Kerne vergrößern ihr Volum bedeutend, und das Chromatin verteilt sich durch den ganzen Kernraum in Form von winzigen Körnern. Die letzteren werden zackig, senden nach allen Richtungen kleine Fortsätze aus, um eine möglichst große Oberfläche zu erzeugen und legen sich dicht an die Membran an. Auf diesem Stadium bietet das Chromatin der Kerne der Cystenwandzellen dasselbe Bild, wie jenes der Kerne der Drüsenzellen während ihrer größten Vegetativtätigkeit.

So sind wir zu der Vermutung geführt, daß die Kerne der Cystenwände vom Cysteninnern Material aufnehmen, um dasselbe zu verarbeiten und es dann ihrerseits an die benachbarten Cysten abzugeben. Indem die Kerne der Cystenwände von außen Stoffe aufnehmen, um dieselbe in Nährsubstanz überzuführen, funktionieren sie als Assimilationszellen. Möglicherweise äußert sich im allgemeinen die Funktion der Kerne der Cystenwände vorwiegend in dieser Richtung, vielleicht aber können sie sich selbst in Nährsubstanz umwandeln und so die Bedeutung secernierender Nährzellen gewinnen. Daneben bleibt jedoch die ersterwähnte Funktion bestehen. Sowohl an der assimilierenden, wie an der secernierenden Tätigkeit können sich die Kerne der Cystenwände unmittelbar beteiligen. Die Anteilnahme der Kerne der Cystenwände an der Funktion der Cystenzellen kommt im Kern zum Ausdruck durch Gestaltsveränderungen, Auftreten von Fortsätzen, Verschwinden der Kernmembran und Grenzen.

Der Grund, warum die degenerierenden Zellen und die Kerne der Cystenwände im Hoden eine so große Rolle spielen, ist wahrscheinlich in der verschiedenen Entwicklung der männlichen und der weiblichen Keimelemente zu suchen. Die Keimzellen der Männchen entwickeln sich lediglich durch wiederholte Teilung zu den Spermien, für welche geringe Körpermasse und leichte Beweglichkeit von höchster Bedeutung sind. Die männlichen Keimzellen selbst besitzen daher nur eine geringe Menge Nährsubstanz. Um die Hodenzellen während der Entwicklung zu ernähren, müssen andre mit einer ernährenden Tätigkeit versehenen Zellen, die degenerierenden Cystenzellen und die Kerne der Cystenwände auftreten.

Einige Bemerkungen über den Nucleolus.

Die alternierende An- und Abwesenheit, die verschiedene Färbbarkeit, und das gänzliche Fehlen des Nucleolus in der Äquatorialplatte der Reifungsteilungen bei *Dytiscus*, drängt die Frage nach der Beschaffenheit des Nucleolus auf.

Er bot bei *Dytiscus* so viele interessante Punkte, daß ich bei dem Suchen nach einer Erklärung seiner Natur und seines Vorkommens die diesbezügliche Literatur zu Rate zog; es herrscht jedoch völlige Meinungsverschiedenheit. Von den neueren Arbeiten berücksichtige ich hauptsächlich die von GUENTHER (1903) und die von MOORE und

Robinson (1905), weil ihre Resultate von denen, die aus dem Verhalten des Nucleolus bei den von mir untersuchten Objekten gefolgert werden können, in ganz erheblichem Maße abweichen.

Um mich zu versichern, daß kein Fehler gemacht wurde, habe ich Schnitte von *Asterias glacialis*, *Holothuria tubulosa* gemacht und nach Behandlung mit verschiedenen Farbstoffen untersucht.

Betrachten wir jetzt im Falle von *Dytiscus* die Tatsachen über den Nucleolus. In den jüngsten Spermatogonien ist der Nucleolus sehr klein und von etwas unregelmäßiger Gestalt. Während der Teilungen der früheren Generationen der Spermatogonien verschwindet der Nucleolus. Die Art und Weise seines Verschwindens läßt sich nicht feststellen, aber es ist sehr wahrscheinlich, daß er in eine Anzahl kleiner Stücke zerfällt. In allen Spermatogonien färbt sich der Nucleolus wie das Cytoplasma, zeigt also Plasmareaktion.

In den Spermatocyten können wir die Entstehungsweise des Nucleolus mit großer Leichtigkeit verfolgen. Er tritt zuerst als eine Anzahl von kleinen Teilchen auf, die auf der Oberfläche des Chromatins liegen, jedoch, wie die Anwendung verschiedener Färbemethoden zeigt, kein Chromatin enthalten. Wenn man diese Teilchen mit einem Chromatinfarbstoff behandelt, bleiben sie ungefärbt und werden nur sichtbar, wenn der Schnitt noch mit einem Plasmafarbstoff tingiert wird. Wenn der Nucleolus als ein einziger Körper innerhalb des Kerns erscheint, sind alle Teilchen verschwunden. Auf diesem Stadium bleibt der Nucleolus auch mit Chromatinfärbungen ungefärbt. Da das Erscheinen des Nucleolus als ein einziger Körper gleichzeitig mit dem vollständigen Verschwinden der Partikelchen stattfindet, ist es sehr wahrscheinlich, daß diese den Nucleolus bilden.

In den Spermatiden tritt der Nucleolus auch als eine Anzahl von kleinen Teilchen auf. Diese Partikelchen erscheinen in nächster Nähe des Chromatins, auf der inneren Fläche der Kernmembran. Sie können dann an verschiedenen Punkten ihrer Wanderung nach der Mitte des Kerns verfolgt werden. Hier, wie in den Spermatogonien, zeigen diese Partikelchen nur Plasmareaktion.

In den somatischen Zellen von *Dytiscus* kann nicht die geringste Spur irgendeiner Verbindung des Chromatins mit dem Nucleolus gefunden werden. In den Zellen der Malpighischen Gefäße ist der Nucleolus sehr groß und oft in der Mehrzahl vorhanden. Eine Verbindung des Chromatins mit dem Nucleolus kann in dem Kern nicht gesehen werden. Wenn man diese Zellen mit besonderen Kernfarbstoffen behandelt, bleibt der Nucleolus ungefärbt, aber nach Behandlung der Schnitte mit Plasmafarbstoff wird der Nucleolus gleich sehr deutlich sichtbar. Auf der Innenfläche der Kernmembran werden Partikelchen gesehen, die sich mit einem Plasmafarbstoff färben und einigen Chromatinteilchen sehr nahe liegen. Ähnliche Partikel können durch den ganzen Kernraum zerstreut wahrgenommen werden, besonders aber in der Nähe des Nucleolus. Meines Erachtens bestehen diese Teilchen aus Material für den Aufbau des Nucleolus und suchen sich allmählich der Hauptmasse des Nucleolus zu nähern.

Die wichtigsten Tatsachen über den Nucleolus in den männlichen Geschlechtszellen von *Dytiscus* sind folgende:

1) Der Nucleolus enthält auf keinem Stadium seiner Entwicklung jemals Chromatin.

2) Seine Entstehung kann auf kleine Teilchen zurückgeführt werden, welche in den Spermatogonien an der Oberfläche des Chromatins, dagegen in den Spermatocyten in enger Verbindung mit dem Chromatin an der inneren Fläche der Kernmembran entstehen.

Übrigens habe ich bei *Asterias glacialis* die jüngsten Stadien des reifenden Eies untersucht, aber habe hier, ebensowenig wie bei *Dytiscus*, einen Zusammenhang zwischen Chromatin und Nucleolus entdecken können. Wenn die Schnitte auf diesen Stadien mit Eisenhämatoxylin und Eosin behandelt werden, färbt sich der Nucleolus intensiv, während das Chromatin im großen und ganzen ungefärbt bleibt. Dieses könnte zuerst zu der Meinung Anlaß geben, daß sich das gesamte Chromatin im Nucleolus angesammelt hat. Andre Färbemittel zeigen jedoch, daß dies nicht der Fall ist (Fig. 78). Auf den Stadien, wo die Chromatinfäden in dem Nucleolus zu entstehen scheinen, kann man bei vorsichtiger Einstellung bemerken, daß die beiden in verschiedenen Ebenen liegen.

Bei *Holothuria tubulosa* (Fig. 79) konnte nicht die geringste Spur einer Entstehung des Chromatins aus dem Nucleolus gefunden werden. Die Bemerkungen über *Asterias* haben auch hier Gültigkeit.

Schleip hat bei *Planaria gonocephala* nachgewiesen, daß der Nucleolus auf keinem Stadium etwas mit dem Chromatin zu tun hat.

Vergleicht man diese Tatsachen mit den Behauptungen Guenthers, so sieht man, daß sie diesen direkt widersprechen. Möglicherweise konnte Guenther infolge der angewandten Färbungen die feinen Chromatinfäden nicht wahrnehmen.

Moore und Robinson (1905) sind der Meinung, daß der Nucleolus aus Chromatin besteht und auf verschiedenen Stadien ebensoviel davon enthält, wie die Chromosomen. Ihre Untersuchungen scheinen sehr genau zu sein, aber möglicherweise haben sie das accessorische Chromosom, oder den Chromatinnucleolus (MONTGOMERY) mit dem eigentlichen Nucleolus verwechselt, wie die folgende Stelle ihrer Abhandlung zeigt. »Since HENKING published this work (1890), a few investigators have devoted their attention particularly to this subject, describing the nucleolus as an "accessory chromosome", and attempting to connect its function with such interesting problems as "determination of sex" and "heredity".«

Was ist denn eigentlich der Nucleolus? Zwei Theorien sind aufgestellt worden:

1) GUENTHER behauptet: »Der Nucleolus stellt einen vom Kerngerüst ausgeschiedenen Tropfen vor, in den das Chromatin hineindringt, um sich in ihm zu sondern und für seine Teilung zu ordnen. Dabei kann es immerhin mit der Nucleolarflüssigkeit auch einen regen Stoffwechsel eingehen.«

2) HÄCKER betrachtet den Nucleolus als Produkt des in dem Kern stattfindenden Stoffwechsels.

Dieses letztere dürfte wohl einen höheren Grad der Wahrscheinlichkeit für sich beanspruchen.

Was den Entstehungsort des Nucleolus anbetrifft, so pflichte ich HÄCKER bei, der eine Entstehung innerhalb des Kerns annimmt und bin der Ansicht, daß das Erscheinen des Nucleolus an der Peripherie kein Beweis für eine extranucleare Entstehung ist, wie MONTGOMERY vermutet.

Soweit man aus dem von mir untersuchten Material schließen darf, kann gesagt werden, daß der Nucleolus aus einer Substanz besteht, die als eine Folge des Materialaustausches zwischen Kern und Zelleib entsteht und daher eine Ansammlung von Stoffwechselprodukten darstellt.

Ich möchte behaupten, daß der Nucleolus eine wichtige Rolle in dem Leben der Zellen spielt. Er wird ähnlich wie ein excretorischer Apparat funktionieren, der die für den Kern schädlichen Stoffe unmittelbar vor der Teilung in das Zellplasma befördert. Sie werden dort unschädlich gemacht, und so ist es möglich, daß die Tochterzellen mit vollständig reinem Chromatin ausgerüstet werden.

Zusammenfassung und Deutung der Befunde.

Fassen wir die wichtigsten Befunde der vorliegenden Arbeit in einer Übersicht zusammen, so ergibt sich folgender Verlauf der Spermatogenese von *Dytiscus marginalis*.

In den Hoden der Larven befinden sich verschieden große Kerne, die in einem Syncytium liegen. Es gibt daher verschiedene Spermatogoniengenerationen in den Hoden, und die Spermatogonien, aus denen die Spermatocyten erster Ordnung durch Teilung entstehen, leiten sich von den kleinsten der in diesem Syncytium befindlichen Kerne ab. Die Zellmembranen entstehen später. Die Cystenzelle nimmt ihren Ursprung von einer Zelle, die sich in keiner Weise von den andern Zellen unterscheidet, und sie erhält allmählich ihre definitive Gestalt, wie Schnitte zeigen, dadurch, daß sie sichelförmig wird und die hornförmigen Fortsätze weiter wachsen, bis sie zusammentreffen. Die in der Sichel eingeschlossene Zelle teilt sich mehrmals. In den Spermatogonien ist das Chromatin in einem Netzwerk angeordnet, und dieses bildet eine Anzahl kurzer Stücke, die Chromosomen. Man kann unmöglich feststellen, ob ein kontinuierlicher Faden oder mehrere kürzere Fäden gebildet werden. Alles deutet darauf hin, daß letzteres am wahrscheinlichsten ist. Die Chromosomenzahl beträgt ungefähr 40. In der letzten Spermatogonienteilung (Vermehrungsteilung) findet eine Längsteilung der Chromosomen statt, und jedes Spermatocyt erster Ordnung erhält die Hälfte jedes in den Spermatogonien vorhandenen Chromosoms.

In dem Spermatocyt erster Ordnung ist das Chromatin zuerst sehr zusammengedrängt, aber bald lockert es sich, und es wird ein segmentiertes »Spirem« aus etwa 40 kurzen Stücken bestehend, gebildet. Diese ordnen sich paarweise an, und ihre freien Enden convergieren nach dem Nucleolus, der indessen in keinem einzigen Falle sich mit ihnen berührt. Sie zerfallen dann in kleinere Teile, die Mikrosomen, und es findet eine Conjugation der Mikrosomen-Individuen jedes Paares statt. Es tritt ein Strickleiterstadium auf. Die Anzahl der Mikrosomen ist in jedem Element eines Paares die gleiche. Nach der Conjugation trennen sich die Mikrosomen wieder, und dann entstehen aus den Teilungsprodukten bivalente Chromosomen, die entweder wie Ringe oder Kreuze gestaltet sind, oder **8**- oder **V**-Form besitzen.

In der ersten Reifungsteilung werden die univalenten Teile der bivalenten Chromosomen voneinander getrennt. Es findet also eine Reduktionsteilung statt. Zwischen der ersten und zweiten Reifungsteilung befindet sich ein Ruhestadium. Aus diesem treten die nunmehr univalenten Chromosomen in die Äquatorialplatte ein und erleiden eine Längsteilung, die Äquationsteilung. Auf keinem Stadium hat der Nucleolus je etwas mit dem Chromatin zu tun. Er nimmt niemals einen Teil des Chromatins auf, um es für dessen spätere Umwandlungen vorzubereiten. Nach der Spermatogonienteilung entsteht der Nucleolus de novo in dem Spermatocyt erster Ordnung. Vor dem Eintreten der Teilung zerfällt der Nucleolus, und meines Erachtens werden die Zerfallstücke schließlich vom Zellplasma absorbiert. In den Spermatiden entsteht er ebenfalls von neuem, aber auf etwas andre Art. Kein Chromosom hat sich im gesamten Verlauf der Spermatogenese in der Weise ausgezeichnet, daß man sicher sein kann, es mit dem sog. »accessorischen« Chromosom zu tun zu haben, es bleibt daher die Frage nach seiner Gegenwart oder Abwesenheit unbeantwortet.

Was ist nun die Bedeutung der paarweisen Anordnung der Chromosomen und die Conjugation der Mikrosomen jedes Paares während der Vorbereitung für die erste Reifungsteilung? Dieser Vorgang kommt sowohl bei den Wirbellosen als auch bei den Wirbeltieren vor und ist eine normale Erscheinung bei allen Phanerogamen. Jedenfalls muß er daher eine besondere Bedeutung besitzen.

Rückert wurde zu dem Schluß geführt, daß sie eine Befruchtung der Chromosomen, eine Amphimixis bedeute. Es wurde keine präzisere Formulierung gegeben, bis Montgomery und Sutton die Vermutung aussprachen, es möchten die »homologen« Chromosomen der beiden Eltern sein, die vor dieser ersten Reifungsteilung zu bivalenten Elementen miteinander verbunden sind. Dies setzt voraus, daß die übrigen Chromosomen nicht sämtlich einander homolog sind, d. h., daß sie nicht alle dieselben Anlagen enthalten — eine Vermutung, die noch nicht unzweifelhaft erwiesen ist.

Wir haben gesehen, daß während der parallelen Anordnung der Chromosomen jedes Mitglied eines Paares in Körnchen, oder Mikrosomen, zerfällt, die in gleicher Anzahl vorkommen. Die korrespondierenden Körnchen der homologen Chromosomen sind einander homolog und conjugieren. So ist der Prozeß, der als parallele Conjugation der Chromosomen beschrieben worden ist, eigentlich nicht eine Conjugation der Chromosomen als Gesamtindividuen, sondern vielmehr eine Conjugation der homologen Chromatinkörnchen oder Mikrosomen. Man muß annehmen, daß während der Conjugation der Mikrosomen eine sehr innige Wechselbeziehung und ein Stoffaustausch zwischen ihnen stattfindet, und daß das spätere Auseinandergehen der Teilchen ein Zeichen für die Vollendung dieses Austausches ist.

Wenn man diese Annahme macht, und meiner Meinung nach muß sie gemacht werden, wie läßt sich dann die terminale Conjugation der Chromosomen erklären, welche bei andern Arten doch sicher beobachtet ist? Erwägt man die Tatsache, daß die parallele Conjugation weitaus am häufigsten angetroffen wird, so scheint es mir, daß die terminale

Conjugation nicht als ein niedriger oder höher entwickelter Typus aufgefaßt werden darf, sondern auf einer unrichtigen Deutung der Vorgänge beruht in den Fällen, wo sie beschrieben worden ist.

So gelangen wir zu dem Schluß, daß die parallele Conjugation eine notwendige Phase in der Reifung der Geschlechtszellen ist, und daß sie den Vorgang darstellt, der den Geschlechtszellen die Fähigkeit verleiht, durch Teilung ein neues Individuum derselben Art hervorgehen zu lassen.

Was für einen Einfluß übt diese Conjugation der Mikrosomen, diese »Qualitätenmischung« auf die Variabilität der Art aus? Ich glaube, daß A. und K. E. Schreiner recht haben, wenn sie behaupten, daß »durch die Conjugation der Chromosomen die Variabilität der Nachkommenschaft reguliert wird, indem dieser Prozeß auf eine zu starke Abänderungstendenz in einseitiger Richtung ausgleichend wirkt und dadurch die Variabilität der Art innerhalb gewisser Grenzen hält, hier aber eine größere Zahl und eine feinere Abstufung der Variationen ermöglicht«.

Vergleich.

Vergleichen wir die Spermatogenese von *Dytiscus* mit den Ergebnissen von Paulmier, Gross, Montgomery, Schreiner u. a.

Die Veränderungen, die Paulmier (1899) bei den Spermatogonien von *Anasa* beschreibt, stimmen im allgemeinen mit den bei *Dytiscus* vorkommenden überein. Doch sind in den Spermatocyten die Umwandlungen durchaus verschieden. Nach seinen Angaben zerfallen die Chromosomen nach der Spermatogonienteilung in ein Wirrwarr von Filamenten, die sich verlängern usw., darauf sich zusammenziehen und verdicken und zehn kurze Segmente aus sich hervorgehen lassen, von denen sich jedes längsspaltet. Nach der Teilung entstehen die Tetraden, die während der ersten Teilung eine Querteilung erleiden, und dann tritt in der zweiten Reifungsteilung eine Längsteilung der Dyaden ein. Wie erwähnt, unterscheidet sich dieses sehr wesentlich von den Erscheinungen bei *Dytiscus*, jedoch scheint es mir, als ob Paulmier in Wirklichkeit das erste Stadium der parallelen Anordnung der Chromosomen vor sich hatte, und daß er auch das Auseinanderrücken, nachdem die Conjugation vollendet war, gesehen hat. Eine Vergleichung seiner Fig. 15—19 macht dies um so wahrscheinlicher, da man in Fig. 16 mindestens die parallele Anordnung der Chromatinteilchen mit Leichtigkeit verfolgen kann. Diese Parallelanordnung wird in Fig. 17 u. 18 ganz evident. Meines Erachtens ist dies die richtige Deutung der Vorgänge, und wenn dies der Fall ist, stimmen sie auf das genaueste mit meinen Befunden bei *Dytiscus* überein. Es ist sehr zu bedauern, daß PAULMIER die Entstehung der Chromosomen aus dem Wirrwarr der Filamente nicht verfolgt hat, denn ich bin überzeugt, daß er eine gleiche Entstehungsweise wie die bei *Dytiscus* gefunden haben würde.

Die von GROSS (1904) beschriebene Spermatogenese von *Syromastes* zeigt der Hauptsache nach eine Übereinstimmung mit der von *Dytiscus* bis zu den Veränderungen, die in den Spermatocyten erster Ordnung vor sich gehen. Von jetzt ab verläuft die Spermatogenese anders. GROSS findet ein echtes Spirem, welches sich in kleinere Segmente teilt, deren Anzahl mit der der Spermatogonien übereinstimmt. Es findet schließlich eine Längsteilung statt und eine terminale Anordnung von je zwei Chromosomen (vgl. seine Fig. 14—36). Darauf folgt eine eigentümliche Reihe von Veränderungen, darunter eine Lageveränderung der Achse, und es resultiert schließlich eine Postreduktionsteilung mit Symmixis. Diese Befunde stehen im Gegensatz zu allen andern bei Insekten gefundenen Resultaten. GROSS kommt zu dieser Deutung wegen einer hypothetischen sekundären Gestaltsveränderung der Chromosomen, doch beschreibt er merkwürdigerweise eine Präreduktionsteilung des bivalenten Chromatin-Nucleolus (accessorischen Chromosoms), des einzigen Chromosoms, das nicht das »Kreuzstadium« durchlaufen soll. Endlich gibt GROSS zu, daß diese Formen eine andre Erklärung gestatten: »Man könnte mir entgegenhalten, daß der von mir aus den Tatsachen erschlossene Modus der Tetradenbildung auf einer willkürlichen, durch nichts bewiesenen Annahme beruhe . . . Sichere Anhaltspunkte dafür, nach welcher Richtung die Hälften der Kreuze auseinander weichen, lassen sich aus den beobachteten Figuren nicht entnehmen.« Hierin pflichte ich ihm bei. Aber wenn er behauptet: »Dasselbe gilt aber auch von der bis jetzt allgemein angenommenen Bildungsweise«, so begeht er einen Irrtum, denn es gibt Fälle von Spermatogenese, in denen keine Kreuzformen vorkommen, oder in denen ihre Entstehungsweise verfolgt werden kann, und hierfür sind willkürliche Annahmen nicht notwendig.

GROSS bemerkt in einer Arbeit »Über einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation« (Biol. Centralb. 1906), daß er *Pyrrhocoris* nachuntersucht hat. Er gibt bloß seine Resultate an, die eine Postreduktionsteilung mit Symmixis enthalten, und so den von HENKING erreichten diametral entgegengesetzt sind. Hierzu möchte ich nichts bemerken, da ich nur einen Hinweis auf diese Arbeit gelesen habe und nicht sagen kann, wie er zur Annahme des Schlusses geführt worden ist.

McClung (1900, 1902) behauptet den Postreduktionstandpunkt, indem er aus der endgültigen Gestalt der Chromosomen schließt, die in der späten Prophase der ersten Spermatocyten sehr wechselt und zu Ring- und Kreuzformen usw. Anlaß gibt. Er schließt aus diesen Gestaltsveränderungen, daß sich die axiale Lage verändert, aber gibt in seiner Arbeit keine Begründung seiner Annahme. In Wirklichkeit hat McClung eine Präreduktionsteilung vor sich, und auf diese Weise können seine Resultate mit den meinigen in Einklang gebracht werden.

Die Beschreibungen von Montgomery (1905) bei *Syrbula* stimmen, soweit es auf die Veränderungen der Spermatogonien ankommt, mit den meinigen überein, aber nachher gehen sie auseinander. Es entsteht ein Chromatinreticulum, das in Schleifen zerfällt, und es findet dann eine terminale Conjugation der Chromosomen und darauf eine Präreduktionsteilung statt. Einen ähnlichen Vorgang beschreibt er (1905) bei *Lycosa*. Die terminale Conjugation erscheint mir ein wenig fraglich, aber ich bin nicht imstande, zu entscheiden, ob sie stattfindet oder nicht; obschon ich geneigt bin, sie als irrtümliche Deutung aufzufassen. Die Resultate Montgomerys können also mit den meinigen nicht in Übereinstimmung gebracht werden, ausgenommen die Zeit der Reduktionsteilung.

Meine Ergebnisse decken sich im großen und ganzen mit denen von A. und K. E. Schreiner (1904—1906), ja sogar bis ins einzelnste, ausgenommen, daß bei *Dytiscus* die Auflockerung jedes Chromosoms während der Interkinese nicht so weit geht, wie bei den von ihnen untersuchten Objekten.

Schleip hat in seiner Arbeit (1906) über *Planaria gonocephala* gefunden, daß Oogenese und Spermatogenese, abgesehen von unbedeutenden Abweichungen, ebenso verlaufen, wie ich sie dargestellt habe.

Zum Schluß möchte ich den Unterschied in der Entstehungsweise der Kreuze, wie sie einerseits Gross angibt, anderseits sozusagen alle andern Forscher beschreiben, hervorheben. Nach Gross tritt eine gänzliche Veränderung der Verteilung der Kreuze ein, jedoch ist eine solche Veränderung bei *Dytiscus* vollständig ausgeschlossen, da die Kreuze eine ganz andre Entstehungsweise besitzen.

Eine andre Tatsache, die sich bei einem Studium der Literatur aufdrängt, ist die, daß die Präreduktionsteilung überwiegt. Dies wird immer offenkundiger, wenn man nur die neuere Literatur in Betracht zieht, und es gibt zu der Hoffnung Anlaß, daß wir langsam, aber sicher einer Übereinstimmung in dem Verlauf der verschiedenen Stadien der Spermatogenese, wenn nicht aller Tiere, so doch jeder einzelnen Tierklasse, zutreiben.

Freiburg i. B., im Februar 1907.

Literaturverzeichnis.

ALBRECHT 1898, Untersuchungen zur Struktur des Seeigeleies. S. B. Ges. Morphol. Physiol. München.

B. M. ALLEN 1905, The Embryonic Development of the Rete-cords and Sex-cords of Chrysemys. Amer. Journ. of Anat. Vol. V.

CH. ALLEN 1904, Chromosome Reduction in Lilium canadense. Bot. Gaz. Vol. XXXVII.

L. AUERBACH 1893, Über merkwürdige Vorgänge am Sperma von Dytiscus marginalis. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin. XVI.

— 1893, Bemerkungen über das Sperma von Dytiscus marginalis. Anat. Anz. Bd. VIII.

E. BALLOWITZ 1890, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Diese Zeitschrift. Bd. L.

— 1895, Die Doppelspermatozoen der Dytisciden. Diese Zeitschrift Bd. LX.

W. J. BAUMGARTNER 1904, Some new Evidences for the Individuality of the Chromosomes. Biol. Bull. Vol. VIII.

J. BERGHS 1904, La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétable. I. II. La Cellule. T. XXI.

— 1905, Idem. III. IV. Ibid.

M. W. BLACKMANN 1901, Spermatogenesis of the Myriapods. Bull. Univ. Kansas. Vol. 10.

K. BONNEVIE 1905, Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von Enterozenos oestergreni. Anat. Anz. Bd. XXVI.

H. BÖSENBERG 1905, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Arachnoiden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXI.

P. BOUIN et R. COLLIN 1901, Contribution à l'étude de la division cellulaire chez les Myriapodes. Anat. Anz. Bd. XX.

TH. BOVERI, Zellenstudien. Jena. Zeit. Naturwiss. 1887. Bd. XXI; 1888. Bd. XXII; 1890. Bd. XXIV; 1901. Bd. XXXV.

— 1903, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Verh. D. Zool. Ges.

— 1904, Idem. Jena.

A. BRAUER 1892, Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.

C. DE BRUYNE 1899, La cellule folliculaire du testicule d'Hydrophilus piceus. Verh. Anat. Ges. XIII. Vers.

E. BUGNION 1906, La signification des faisceaux spermatiques. Bibl. Anat. T. XVI. fasc. 1.

O. Bütschli 1871, Über Bau und Entwicklung der Samenfäden bei Insekten und Crustaceen. I. u. II. Diese Zeitschrift. Bd. XXI.

G. N. Calkins 1895, The Spermatogenesis of Lumbricus. Journ. Morphol. Vol. XI.

J. B. Carnoy 1885, La cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule. T. I. II. IV.

J. B. Carnoy et Lebrun 1897, 1898, La cytodiérèse de l'œuf, la vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule. T. XII. XIV.

N. Cholodkowsky 1894, Zur Frage über die Anfangsstadien der Spermatogenese bei den Insekten. Zool. Anz. Bd. XVII.

Ph. Depdolla 1905, Untersuchungen über die Spermatogenese von Lumbricus terrestris. Zool. Anz. Bd. XXVIII.

— 1906, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese beim Regenwurm. Diese Zeitschrift. Bd. LXXXI.

L. Doncaster 1906, Spermatogenesis of the Hive Bee (Apis mellifica). Anat. Anz. Bd. XXIX. No. 18.

Druner 1894, Studien über den Mechanismus der Zellteilung. Jena. Zeit. Naturwiss.

L. J. Dublin 1905, The History of the Germ Cells in Pedicellina americana. Ann. New York Acad. Sc. Vol. XVI.

Eisen 1901, The Spermatogenesis of Batrachoseps. Journ. Morphol. Vol. XVII.

R. v. Erlanger 1896, Über den sogenannten Nebenkern in den männlichen Geschlechtszellen der Insekten. Zool. Anz. Bd. XIX.

— 1897, Spermatogenetische Frage. Die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen. Zool. Centralbl. Bd. III.

J. B. Farmer and J. E. S. Moore 1903, New Investigations into the Reduction Phenomena of Animals and Plants. Proc. Roy Soc. Lond. Vol. LXXII.

— — 1905, On the Maiotic Phase in Animals and Plants. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLVIII.

— — and D. Shove, On the Structure and Development of the Somatic and Heterotype Chromosomes of Tradescantia virginica. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLVIII.

Gardiner 1899, The Growth of the Ovum, Formation of the Polar Bodies and the Fertilisation in Polychoerus caudatus. Journ. Morphol. Vol. XV.

A. Giardina 1901, Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XVIII.

— 1902, Sui primi stadii dell' oogenesi, e principalmente sulle fasi di sinapsi. Anat. Anz. Bd. XXI.

Goldschmidt 1902, Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung von Polystomum integerrimum. Diese Zeitschrift Bd. LXXI.

V. Gregoire 1904, La réduction numérique de chromosomes et les cinèses de maturation. La Cellule. T. XXI.

— 1905, Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. La Cellule. T. XXII.

— et A. Wygaerts 1904, La réconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. La Cellule. T. XXI.

R. J. Gregory 1904, Spore Formation in Leptosporangiate Ferns. Ann. of Bot. Vol. XVIII.

J. Gross 1904, Die Spermatogenese von Syromastes marginatus L. Zool. Jahrb. Bd. XX.

K. Grünberg 1903, Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Diese Zeitschrift. Bd. LXXIV.

K. Günther 1903, Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung. Zool. Jahrb. Bd. XIX.

— 1904, Keimfleck und Synapsis. Studien an der Samenreifung von Hydra viridis. Zool. Jahrb. Suppl. VII. Festschrift für A. Weismann.

V. Häcker 1891, Die Richtungskörperbildung bei Cyclops und Canthocamptus. Ber. naturf. Ges. Freiburg. VI.

— 1892, Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb.

— 1893, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI.

— 1895, Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der Embryonalentwicklung von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVI.

— 1899, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.

— 1902, Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jena. Zeit. Naturw. Bd. XXXVII.

— 1904 a, Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat. Zool. Jahrb. Suppl. VII. Festschrift für A. Weismann.

— 1904 b, Heterotypische Teilung, Reduktion und andere zelltheoretische Begriffe. Zool. Anz. Bd. XXVIII.

M. Hartmann 1902, Studien am tierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis. Zool. Jahrb. Bd. XV.

H. Henking 1891, Untersuchungen über usw. II. Über die Spermatogenese und deren Beziehungen zur Entwicklung bei Pyrrhocoris apterus. Diese Zeitschrift. Bd. LI.

— 1892, Untersuchungen über usw. III. Spezielles und Allgemeines. Diese Zeitschrift. Bd. LIV.

O. Hertwig 1906, Allgemeine Biologie. Jena.

N. Holmgren 1900, Über den Bau der Hoden und die Spermatogenese von Staphylinus. Anat. Anz. Bd. XIX.

Ishikawa 1893, Studies on Reproductive Elements, Spermatogenesis, Oogenesis and Fertilisation in Diaptomus sp. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo. Vol. V.

F. A. Janssens et G. A. Elrington 1904, L'élément nucléinien pendant les divisions de maturation dans l'œuf de l'Aplysia punctata. La Cellule. T. XXI.

— 1905, Evolution des Auxocytes males du Batrachoseps attenuatus. La Cellule. T. XXII.

J. W. Jenkinson 1905, Observations on the Maturation and Fertilisation of the Egg of the Axolotl. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. XLVIII.

E. Korschelt 1891, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Bd. IV.

— und K. Heider 1903, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. 2. Lief. 1. u. 2. Aufl.

P. Lerat 1902, La première cinèse de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus. Anat. Anz. Bd. XXI.

P. Lerat 1905, Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus. La Cellule. T. XXII.

List 1896, Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XII.

W. Lubosch 1902, Über die Eireifung der Metazoen usw. Ergebn. Anat. u. Entw. Bd. XI.

C. E. McClung 1899, A Peculiar Nuclear Element in the Male Reproductive Cells of Insects. Zool. Bull. Vol. II.

— 1900, The spermatocyte Divisions of the Acrididae. Bull. Univ. Kansas. Vol. IX.

— 1901, Notes on the Accessory Chromosome. Anat. Anz. Bd. XX.

— 1902a, The Accessory Chromosome-Sex Determinant. Biol. Bull. Vol. III.

— 1902b, The Spermatocyte Divisions of the Locustidae. Kansas Univ. Sci. Bull. Vol. I.

J. Maréchal 1904, Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Anat. Anz. Bd. XXV.

— 1905, Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Teleostierei. Anat. Anz. Bd. XXVI.

K. Miyake 1905, Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahr. f. wiss. Bot. Bd. XLII.

T. H. Montgomery 1898, The Spermatogenesis in Pentatoma up to the Formation of the Spermatid. Zool. Jahr. Bd. XII.

— 1899a, Chromatin Reduction in the Hemiptera, a Correction. Zool. Anz. Bd. XXII.

— 1899b, Comparative Cytological Studies with especial Regard to the Morphology of the Nucleolus. Journ. Morphol. Vol. XV.

— 1900, The Spermatogenesis of Peripatus (Peripatopsis) balfouri up to the Formation of the Spermatid. Zool. Jahrb. Bd. XIV.

— 1901a, A Study of the Chromosomes of the Germ Cells of the Metazoa. Trans. Amer. Phil. Soc. Vol. XX.

— 1901b, Further Studies on the Chromosomes of the Hemiptera heteroptera. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia.

— 1903, The Heterotypic Maturation Mitosis in Amphibia and its General Significance. Biol. Bull. Vol. IV.

— 1904, Some Observations and Considerations upon the Maturation Phenomena of the Germ Cells. Biol. Bull. Vol. VI.

— 1905, The Spermatogenesis of Syrbula and Lycosa, with General Considerations upon Chromosome Reduction and the Heterochromosomes. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia.

— 1906, The Terminology of Aberrant Chromosomes and their Behaviour in certain Hemiptera. Science. Vol. XXIII.

Moore and Robinson 1905, On the Behaviour of the Nucleolus in the Spermatogenesis of Periplaneta americana. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. XLVIII.

P. Obst 1899, Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Diese Zeitschrift. Bd. LXVI.

H. Otto 1906, Samenreifung und Samenbildung bei Locusta viridissima. II. Samenbildung. Zool. Anz. Bd. XXX.

J. B. Overton 1905, Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII.

F. C. Paulmier 1898, Chromatin Reduction in the Hemiptera. Anat. Anz. Bd. XIV.

— 1899, The Spermatogenesis of Anasa tristis. Journ. Morphol. Vol. XV. Suppl.

K. Peter 1899, Die Bedeutung der Nährzellen im Hoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIII.

G. Platner 1889, Zellteilung und Samenbildung im Hoden der Schmetterlinge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII.

O. vom Rath 1892, Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL.

— 1895, Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVI.

O. Rosenberg 1903, Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXI.

— 1904, Über die Tetradenteilung eines Drosera-Bastards. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXII.

L. Rhumbler 1893, Über Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und in Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper (Nucleolen). Eine Theorie zur Erklärung der verschiedenartigen Gestalt dieser Gebilde. Diese Zeitschrift Bd. LVI.

J. Rückert 1894, Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte. Bd. IV.

W. Schleip 1906, Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Planaria gonocephala Duq. Zool. Jahrb. Bd. XXIII.

R. Schockaert 1901, L'ovogénèse chez le Thysanozoon brocchi. I. Partie. La Cellule. T. XVIII.

— 1902, L'ovogénèse chez le Thysanozoon brocchi. II. Partie. La Cellule T. XX.

A. und K. E. Schreiner 1904, Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Ein Beitrag zur Frage der Chromatinreduktion. Anat. Anz. Bd. XXIV.

— — 1905, Über die Entstehung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. I. II. Arch. de Biol. T. XXI.

— — 1906, Neue Studien usw. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Tomopteris onisciformis. Arch. de Biol. T. XXII.

— — 1906, Neue Studien. II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa, Spinax niger und Myxine glutinosa. Arch. de Biol. T. XXII.

N. M. Stevens 1905, Studies in Spermatogenesis with especial Reference to the »Accessory chromosome«. Publication 36. Carnegie Institute, Washington.

— 1905, A Study of the Germ Cells of Aphis rosae and Aphis oenotherae. Journ. Exp. Zool. Vol. II.

E. Strasburger 1904, Über Reduktionsteilung. Sitzb. preuß. Akad. Wiss. Berlin.

— 1905, Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. für wissensch. Bot. Bd. XLII.

Ch. Struckmann 1905, Eibildung, Samenbildung und Befruchtung von Strongylus filaria. Inaug.-Diss. Marburg.

W. S. Sutton 1900, The Spermatogonial Divisions in Brachystola magna. Bull. Univ. Kansas. Vol. IX.

W. S. Sutton 1902, On the Morphology of the Chromosome Group in Brachystola magna. Biol. Bull. Vol. IV.

A. Tichomorow 1898, Zur Anatomie des Insektenhodens (Spermatogenese — Versonsche Zelle). Zool. Anz. Bd. XXI.

A. v. la Valette, St. George 1897, Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L.

E. Verson 1889, La Spermatogenese nel Bombyx mori. Padua.

— 1889, Zur Spermatogenese. Zool. Anz. Bd. XII.

— 1891, Zur Beurteilung der amitotischen Kernteilung. Biol. Centralbl. Bd. XI

— 1894, Zur Spermatogenese bei der Seidenraupe. Diese Zeitschrift. Bd. LIII.

— 1899, Sul ufficio della cellula gigante nei follicoli testicolari degli insetti. Annuario d. R. bacologica di Padova. Vol. XXVII.

J. Wagner 1896, Einige Beobachtungen über die Spermatogenese bei den Spinnen. (Vorläuf. Mitt.) Zool. Anz. Bd. XIX.

— 1896, Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Spinnen. Arb. K. Nat. Ges. St. Petersburg. Bd. XXVI.

W. Waldeyer 1901, Die Geschlechtszellen. Handb. d. vergleich. u. experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena.

L. B. Wallace 1900, The Accessory Chromosome in the Spider. Anat. Anz. Bd. XVIII.

— 1905, The Spermatogenesis of the Spider. Biol. Bull. Vol. VIII.

A. Weismann 1904, Vorträge über Descendenztheorie. Jena.

— 1891, Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena.

E. V. Wilcox 1895, Spermatogenesis of Caloptenus femur-rubrum and Cicada tibicen. Anat. Anz. Bd. X.

— 1901, Longitudinal and Transverse Division of Chromosomes. Anat. Anz. Bd. XIX.

E. B. Wilson 1901, Experimental Studies in Cytology. Arch. Entwmech. Bd. XII.

— 1904, The Cell in Inheritance and Development.

— 1904, Cytasters and Centrosomes in Artificial Parthenogenesis. Zool. Anz. Bd. XXVIII.

— 1905, Studies on Chromosomes. I. The Behaviour of the Idiochromosomes in Hemiptera. Journ. Exper. Zool. Vol. II.

— 1905, Studies etc. II. The paired Microchromosomes, Idiochromosomes and Heterotypic Chromosomes in Hemiptera. Journ. Exper. Zool. Vol. II.

— 1906, Studies etc. III. The Sexual Differences of the Chromosome Groups in Hemiptera, with some Considerations on the Determination and Inheritance of Sex. Journ. Exper. Zool. Vol. III.

H. von Winiwarter 1900, Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères. Arch. de Biol. T. XVII.

H. Zweiger 1906, Die Spermatogenese von Forficula auricularia. Zool. Anz. Bd. XXX.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXII und XXXIII.

Alle Figuren sind mit dem Abbeschen Zeichenapparat auf Objekttischhöhe entworfen bei einer Tubuslänge von 160 mm. Bei Fig. 79a wurde Zeiss Apochrom. Immers. 1,5 und Comp. Ocular 4 angewandt, bei Fig. 70—78 Zeiss Apochrom. Immers. 1,5 und Comp. Ocular 6, bei allen anderen Zeiss Apochrom. Immers. 1,5 und Comp. Ocular 12.

Fig. 1, 2. Zellen ohne Zellmembran.
Fig. 3. Sichelförmige Cystenzelle.
Fig. 4—6. Kegelförmige Spermatogonien.
Fig. 7—9. Spermatogonien im Ruhestadium.
Fig. 10—13. Stäbchenförmige Chromosomen.
Fig. 14—16. Chromosomenteilung in den Spermatogonien.
Fig. 17—19. Auflockerung des Knäuels.
Fig. 20—21. Auflockerung des Knäuels.
Fig. 22—23. Anfang der Anordnung der Chromatinschleifen.
Fig. 24—25. Weitere Stadien derselben.
Fig. 26—27. **U**-förmige Schleifen, die freien Enden konvergieren nach dem Nucleolus hin.
Fig. 28. Paarweise Anordnung der Schleifen.
Fig. 29. Zerfall der Fäden in Mikrosomen.
Fig. 30. Anfang der Conjugation.
Fig. 31. Strickleiterstadium.
Fig. 32—35. Auseinandergehen der Einzelchromosomen.
Fig. 36. Vollendung des Auseinandergehens.
Fig. 37. Anfang der Verdickung.
Fig. 38—39. Verschiedene Stadien der Verdickung.
Fig. 40—47. Ringförmige Chromosomen.
Fig. 48. Tetradenähnliche Chromosomen.
Fig. 49. Anordnung der Chromosomen in die Äquatorialplatte.
Fig. 50—54. Äquatorialplatte in Seitenansicht.
Fig. 55—57. Erste Reifungsteilung in Seitenansicht.
Fig. 58. Zweite Reifungsteilung. Äquatorialplatte in Seitenansicht.
Fig. 59—63. Verschiedene Stadien der Teilung.
Fig. 64—65. **S**- und **C**-förmige Anordnung der Spindelfasern.
Fig. 66. Teilung des Zellleibes.
Fig. 67—69. Spermatiden.
Fig. 70—71. Verbindung zwischen Spermatogonien.

Fig. 72. Übersichtsbild von Spermatocyten *I. O.*

Fig. 73—77. Degenerierende Zellen.

Fig. 78. *Asterias glacialis;* junges Oogonium.

Fig. 79. *Holothuria tubulosa.* *a* Kern eines Oogoniums, *b* Nucleolus, *c* Nucleolus und Chromatinnetzwerk.

Fig. 80. *Dytiscus:* Spermatogonium mit zwei Nucleoli.

Fig. 81. » Zelle von Malpighischen Gefäßen.

Fig. 82. » Spermatocyte mit zwei Nucleoli.

Fig. 83—86. » Nucleolus- u. Chromatinfäden.

Fig. 87. » Chromatinfäden, die auf dem Nucleolus liegen.

Über die Embryonalentwicklung von Taenia serrata Goeze.

Von

C. v. Janicki.

(Aus der zoologischen Anstalt der Universität Basel.)

Mit Tafel XXXIV, XXXV und 3 Figuren im Text.

Unsre Kenntnisse von den Vorgängen in der Embryogenese der Tänien werden, im eigentlichen Sinne, erst von Rudolf Leuckart begründet. Die Untersuchungen Leuckarts aus dem Jahre 1856, ausgeführt in erster Linie an *Taenia serrata*, beanspruchen besonderes Interesse, weil den in den »Blasenbandwürmern« (18) niedergelegten embryologischen Beobachtungen, ungeachtet der späteren eingehenden Darstellung des Gegenstandes vom gleichen Autor, nicht nur bloße historische Bedeutung zukommt. Es hatte nämlich manche richtige Beobachtung Leuckarts aus dem Jahre 1856 in der zweiten Auflage des Parasitenwerkes nicht Aufnahme gefunden, so auffallend und schwerverständlich das auch ist, und auf diese Weise erscheinen Leuckarts Angaben aus der Mitte der fünfziger Jahre in mancher Hinsicht vollständiger und klarer, als diejenigen aus dem Anfang der achtziger Jahre. — Im jungen Fruchthalter findet Leuckart eine große Menge »heller runder Körperchen«, welche mit den Keimkörnern (= Keimzellen) des Ovariums übereinstimmen, nur aber meist beträchtlichere Größe besitzen (18, S. 85). Jedes dieser Körperchen ist an irgendeiner Stelle seiner Außenfläche mit einem kleinen »Körnerhaufen« versehen, der sich als Produkt der Dotterstöcke zu erkennen gibt. Leuckart bezeichnet auch geradezu den »Körnerhaufen« als Dotter (18, S. 88). »Bei aufmerksamer Betrachtung und gedämpftem Lichte erblickt man schließlich auch noch einen äußerst zarten und durchsichtigen Hof, der um diese beiderlei Gebilde herumläuft und sonder Zweifel wohl von einer (eiweißartigen?) Substanz herrührt, in welche Keimkorn und Körnerhaufen eingelegt sind.« Diese aus Keimkorn und Körnerhaufen zusammengesetzten Körperchen betrachtet LEUCKART als primitive Eier der Blasenbandwürmer. Die Veränderungen, welche das Ei durchmacht, bevor es zur Reife gelangt, »betreffen — sagt LEUCKART — keineswegs das ganze Ei, sondern nur denjenigen Teil desselben, den ich oben auf Grund seiner Abstammung aus den Keimstöcken als Keimkorn bezeichnet habe. Der Körnerhaufen beteiligt sich bei diesen Vorgängen nur insoweit, als er während derselben mit den übrigen Teilen des Eies allmählich immer mehr an Größe zunimmt« (18, S. 86). Die erste Teilung des »Keimkorns« führt zur Bildung zweier gleicher Klüftungskugeln. »Die zweite Teilung geschieht in der Regel nicht wie die erste in der Äquatorialebene, sondern höher, nach dem einen Pole zu, so daß nach ihrer Vollendung zwei größere und zwei kleinere Kugeln vorhanden sind.« »Auch in den späteren Stadien der Teilung unterscheidet man nicht selten Furchungskugeln von verschiedener Größe, doch ist der Unterschied derselben weniger konstant und auch weniger merklich.« Durch fortgesetzte Zellteilung entsteht ein rundlicher Haufen von kleinen Zellen; neben diesem Zellenhaufen »liegt immer noch die frühere körnige Masse, im wesentlichen unverändert, nur undurchsichtiger, vielleicht auch etwas grobkörniger und vergrößert« (18, S. 87). Beide Gebilde sind in eine »gemeinschaftliche helle Umhüllungsmasse« eingelagert. Am embryonalen Zellenhaufen differenziert sich eine periphere Hülle, die zur späteren Eischale wird und ein centraler Kern, aus dem der Embryo sich ausbildet (S. 90). Bei vielen Tänien gibt nach LEUCKART die Anwesenheit der hellen, eiweißartigen Umhüllungsmasse die Veranlassung zur Entwicklung einer zweiten äußeren Eihaut (S. 91). Indessen gelangt dieselbe niemals zur Erstarrung und geht mit der allmählichen Verdickung der Eischale zugrunde. — An der zu bewundernden Untersuchung LEUCKARTS war nur eine Angabe fehlerhaft gewesen: die Deutung des »Keimkornes«, von welchem alle Embryonalzellen abstammen, als Keimbläschen, — ein Irrtum, der indessen möglicherweise nur in fehlerhafter Terminologie besteht. Der gleiche Irrtum des scharfsinnigen Helminthologen wird auch in die erste Auflage des Parasitenwerkes aufgenommen. In der dort enthaltenen Darstellung der Embryonalentwicklung der Tänien — welche Darstellung sich im wesentlichen mit derjenigen in den »Blasenbandwürmern« deckt — hebt LEUCKART hervor, daß die Zellenvermehrung im Ei als ein Prozeß der »endogenen Tochterzellenbildung« »im Innern des vergrößerten Keimbläschens« aufzufassen ist (19, S. 184).

Daß die ersten Embryonalzellen nicht aus dem »Keimbläschen« ihren Ursprung nehmen, wie das Leuckart meinte, sondern durch Teilung aus der Eizelle (cellule germinative) entstehen, hatte Ed. van Beneden, wenn auch nicht durch direkte Beobachtung, im Jahre 1870 beim Studium der Embryogenese von *Taenia bacillaris* nachgewiesen (1, S. 53, 54). Die zwei ersten Furchungskugeln, die in einer Vitellinmasse liegen, vermehren sich nach van Beneden durch Teilung auf Kosten der nutritiven Substanz. Die Embryonalzellen differenzieren sich in eine periphere Lage von kleineren, und eine centrale Masse von größeren Zellen. Diese letzteren bilden den sechshakigen Embryo, die peripheren Zellen dagegen, die etwa in der Zahl von 24 aufreten, sind nur vergänglicher Natur und stehen mit der Konstituierung einer Embryonalhüllmembran im Zusammenhang (1, S. 57). Das reife Ei ist umgeben von einer dicken ovalen Schale, die an den Polen ihres längeren Durchmessers je ein kleines stäbchenartiges, leicht abfallendes Gebilde trägt (1, Taf. III, Fig. 17—22). Die Stäbchen sind ursprünglich während der Entwicklung viel größer, und werden von van Beneden als Organe bezeichnet, die zur Absorption der für das Ei nötigen Flüssigkeit dienen (1, S. 58). Auf die Schale folgt die Schicht der peripheren Zellen. Zwischen dieser und dem sechshakigen Embryo finden sich zwei bis drei strukturlose Membranen (1, S. 57, Taf. III, Fig. 22).

Eingehendere Untersuchungen, auf welchen hauptsächlich unsre heutige Kenntnis der Embryonalentwicklung der Tänien basiert, sind ungefähr gleichzeitig von Rud. Leuckart, R. Moniez und Ed. van Beneden Ende der siebziger bzw. Anfang der achtziger Jahre veröffentlicht worden. — Aus Leuckarts zusammenfassender Darstellung in der zweiten Auflage des Parasitenwerkes sei hier das Wesentliche wiedergegeben. Die Eier der Cestoden nehmen durch das Zusammenwirken der beiden Keimdrüsen, des Keim- und Dotterstocks, ihren Ursprung. Im Gegensatze zu den Bothriocephalen »erscheinen die weiblichen Zeugungsprodukte der Täniaden, wie sie im Endstücke des Uterus zunächst gebildet werden, als äußerst kleine rundliche Ballen mit einem fast körnerlosen hellen ‚Dotter‘ und einer nur dünnen und wenig festen Umhüllung, die bei manchen größeren Arten, z. B. *T. marginata,* gewöhnlich an dem einen Pole oder an beiden (*T. saginata*) in ein Schwänzchen sich auszieht« (20, S. 407). Es sind nicht mehr die einfachen Eierstockseier, sondern sie bestehen aus »diesen und einer dieselben umgebenden eiweißartigen Umhüllungsmasse, welche nach außen von einer zarten und durchsichtigen Haut, der primitiven Schalenhaut, begrenzt ist« (20, S. 409). Neben dem Eierstocksei »enthält die Umhüllungsmasse bei *T. solium* und den Verwandten gewöhnlich noch einen oder zwei fettartig glänzende Körperchen, von wechselnder Größe und einem meist homogenen, bisweilen auch mehr körnigen Aussehen. Sommer, der diese Körperchen als Nebendotterkörner bezeichnet, läßt sie bereits im Eierstock ihren Ursprung nehmen. In der Tat trifft man hier auch gelegentlich auf ähnliche, dem Protoplasmamantel aufliegende Körner, die damit aber doch wohl kaum identisch sind« (20, S. 410). Nach Leuckarts erneuten Untersuchungen wird die Entwicklung bei den Blasenbandwürmern durch Teilung der Eizelle eingeleitet. Es entstehen auf diese Weise vier gleich große blasse Zellen (»Dotterballen«) mit großem, bläschenförmigen Kern. Innerhalb des Eiraums sind die »Dotterballen« »von einer feinkörnigen Substanz umgeben, in der gewöhnlich einige fettartig glänzende gröbere Körner sich bemerkbar machen« (20, S. 412, 413). »Späterhin differenzieren sich die Dotterzellen. Man unterscheidet größere und kleinere, die vermutlich, da erstere meist in dreifacher Zahl vorhanden sind, durch fortgesetzte Teilung aus einem der vier früheren Ballen hervorgegangen sind. Und nur diese kleineren Zellen nun sind es, die den Embryonalkörper liefern. Sie vermehren sich, ohne merklich an Größe zu verlieren und ballen sich allmählich zu einem kugeligen Haufen zusammen, neben dem dann die großen Zellen, noch größer jetzt als früher, im Innern der bloßen Schalenhaut gefunden werden« (S. 413). »In einzelnen Fällen zählt man statt dieser Zellen auch wohl vier oder fünf; es hat also den Anschein, als wenn gelegentlich noch eine der kleineren Zellen nachträglich aus der übrigen Masse sich löse und zu einer Belegzelle werde.« Die großen Belegzellen bilden eine periphere Zellenschicht (äußere Eihaut), am Aufbau des Embryonalkörpers nehmen sie nicht den geringsten Anteil, vielmehr werden sie beständig außerhalb desselben und der um ihn sich bildenden Schale gefunden. Früher oder später gehen die Belegzellen zugrunde (S. 413, 414).

In einer vorläufigen Mitteilung aus dem Jahre 1877 beschreibt R. Moniez die ersten Entwicklungsvorgänge an den Eiern von *T. pectinata* und *T. expansa* in folgender, wenig klaren Weise. »L'œuf de ces Ténias peut facilement s'observer isolé et indépendant de toute masse noutritive. On le voit bientôt après, occupant le centre d'une sphère deutoplasmique granuleuse, dépourvue de membrane, dont il ne tarde pas à sortir pour rester simplement au contact. Par des divisions successives, il arrive a former une morula, pendant que la masse deutoplasmique, qui semble animée d'une vie propre, après avoir indiqué en son centre un, puis deux noyaux, se partage en deux masses égales, véritables cellules, mais fortement chargées d'élément graisseux. Aussitôt le commencement de la division, une membrane vitelline a été formée autour de l'embryon. Les deux sphères deutoplasmiques, sans se diviser d'avantage, glissent peu à peu sur les côtés de la masse morulaire qu'elles finissent par envelopper, mais une grande partie de la matière qui les forme reste au pôle de l'œuf, d'où elles sont parties. On peut voir, pendant longtemps encore, le noyau et le nucléole de ces cellules qui ont persisté aux côtés de l'œuf. Après avoir formé, par des divisions successives, des sphèrules de plus en plus petites, la morula se différencie en deux parties: l'une centrale, que, en raison de sa situation, j'appellerai endodermique; l'autre, péripherique, qui sera l'exoderme.... L'exoderme . . . est condamné à la résorption« (25, S. 975). — Da mir die definitive Arbeit Moniez', worin die Entwicklung verschiedener Tänien behandelt wird (26), nicht zugänglich war, so zitiere ich die Schilderung, welche Railliet in seinem Lehrbuche (28) auf Grund der Untersuchungen von Moniez über die Embryogenese von *T. serrata* entwirft. »L'ovule du *T. serrata* ou des espèces du même type est une cellule riche en granulations vitellines. Après la fécondation, il se divise en deux masses qui restent soudées, mais dont les granulations sont inégalement réfringentes. Ces deux masses vitellines renferment dans leur intérieur un gros noyau ou mieux une véritable cellule cachée par les granulations. L'une de ces cellules parait n'être pas employée à la formation de l'embryon. L'autre se divise en deux éléments: un premier, lui-même inactif, et un second représentant une cellule embryonnaire qui se dégage bientôt, en même temps qu'apparait la membrane vitelline. Puis cette cellule se multiplie, et l'ensemble des éléments blastodermiques qui en dérivent constitue une sorte de morula dépourvue d'une membrane propre. Pendant ce temps, les masses vitellines diminuent sensiblement de volume: l'une d'elles tend même à se désagréger de bonne heure; toutes deux, du reste, cessent désormais de prendre part à la vie de l'embryon et n'offrent plus d'intérêt au point de vue de l'embryogènie. — La morula s'arrondit peu à peu, puis sa couche cellulaire périphérique se sépare des éléments sous-jacents, en formant (par délamination) une sorte de membrane cellulaire autour des autres cellules blastodermiques. Les éléments de cette couche délaminée paraissent ensuite se résoudre en granules, dont les plus extérieures se soudent entre eux, deviennent plus réfringents, puis se transforment en corps très allongés: telle est l'origine de la coque de bâtonnets qui entoure l'embryon des Ténias du type *T. serrata*. Quant aux granules intérieurs, ils se disposent en une couche persistante, dont la partie interne prend l'aspect d'une mince lame chitineuse. Enfin, en même temps que la couche de bâtonnets, on voit apparaître, dans la masse cellulaire qui constitue l'embryon, les trois paires de stylets ou crochets caractéristiques. En définitive, l'œuf du *T. serrata* se montre formé d'une mince membrane vitelline, qui renferme normalement deux masses vitellines plus ou moins épuisées, et un embryon hexacanthe (oncosphère) protégé par une épaisse coque de bâtonnets. Mais la membrane et les masses vitellines ne tardent pas à disparaître, et il ne reste plus que l'embryon avec sa coque, qui se présente sous l'aspect d'un corps ovoïde, brunâtre, mesurant en moyenne 38 μ de long sur 33 μ de large. Ce corps, auquel on donne habituellement le nom d'œuf, n'est donc en réalité, qu'un embryophore« (28, S. 217, 218).

Eine gründliche Einsicht in die Vorgänge der Embryonalentwicklung der Tänien verdanken wir Ed. van Beneden (2). Seine Untersuchung bezieht sich in erster Linie auf *T. serrata*, nur ergänzend werden *T. saginata* und *T. porosa* berücksichtigt. Den Ausgangspunkt der Entwicklung bildet eine Eizelle. Sie beherbergt im Innern einen runden Kern mit einem großen Nucleolus, an der Peripherie ist sie umgeben von einer wenig dicken Schicht homogenen Dentoplasmas. Die nackte Eizelle ist von einer dünnen und durchsichtigen Schale umschlossen, die sich meistens an einem oder an den beiden Polen in fadenförmige Fortsätze auszieht. In großer Zahl unter den jungen Eiern des Uterus findet van Beneden je zwei Zellen innerhalb der Eischale, von sehr verschiedenem Aussehen; die größere Zelle bezeichnet unser Autor als »globe embryogène«, die kleinere, die mit lichtbrechenden Körnern gefüllt erscheint, als »cellule granuleuse«. Die beiden Zellen deutet van Beneden als die zwei ersten Furchungskugeln (Blastomeren), die von der einfachen Eizelle abstammen. Zwar hegt van Beneden starken Zweifel, ob denn wirklich diese beiden Zellen durch Teilung einer Zelle entstanden wären, indes bleibt ihm nichts übrig, als das anzunehmen. »Tandis que le premier blastomère ressemble beaucoup au germe de l'œuf non segmenté, le second a des caractères si particuliers que l'on ne guère tenté de le considérer au début comme un globe de segmentation dérivé du germe par voie de division. Ce qui contribue à fortifier la doute, c'est que le blastomère homogène possède, à lui seul, le volume du germe primitif, et l'on croirait avoir affaire à un œuf non segmenté. Mais la présence d'un noyau cellulaire au milieu des globules réfringents démontre la nature cellulaire de la masse granuleuse, et comme il n'existe dans l'œuf non segmenté d'autre cellule que la cellule œuf, la cellule granuleuse ne peut avoir d'autre origine que le germe lui même« (2, S. 192). Im »globe embryogène«, wie in den weiteren Teilungsprodukten, beschreibt van Beneden einen linsenförmigen Körper, der sich mit Pikrocarmin gelbbraun färbt. Diese eigentümlichen Körper scheinen sich bei der Zellvermehrung zu gleicher Zeit mit dem Kern zu teilen. »J'ignore absolument — sagt van Beneden — quelle est la signification de ces corps« (2, S. 193). Im weiteren Verlauf der Entwicklung erleidet die »cellule granuleuse« keinerlei Teilungen; sie nimmt nur an Größe zu und beladet sich immer mehr mit lichtbrechenden Körnchen. »Le globe embryogène« teilt sich in zwei Zellen, vielfach sind diese gleich groß, mitunter aber auch ungleich. Darauf findet man neben den zwei Macromeren zwei bis fünf Micromeren, die von den ersteren abstammen. Auf einem Stadium von 16 Zellen umschließt eine Kalotte, die aus der granulösen Zelle und aus nunmehr in der Dreizahl sich vorfindenden Macromeren gebildet wird, einen Haufen von kleinen Embryonalzellen. Die von den großen Zellen gelieferte Umhüllung wird von van Beneden »couche albuminogène« genannt; die Gruppe der umschlossenen Zellen — »masse embryogène«. Die Macromeren der »couche albuminogène« verlieren bald ihre Zellumgrenzung und werden inmitten einer gemeinsamen plasmatischen Masse nur an ihren großen Kernen kenntlich. Die kleinen Zellen des centralen Haufens vermehren sich rasch. Drei bis fünf peripherisch gelegene Zellen dieses letzteren, die sich durch größere Kerne auszeichnen, bilden einen Mantel um die centrale Zellenmasse, einen Mantel, der zunächst nur unvollständig bleibt und erst allmählich die innere Zellengruppe, die zur Oncosphaera wird, umschließt. Die peripheren Zellen produzieren die Chitinschale des Eies, und darum nennt van Beneden ihre Gesamtheit — »couche chitinogène«. Am sechshakigen Embryo läßt sich eine äußere und innere Lage von Zellen unterscheiden. Bei reifen Eiern geht die Albuminhülle zugrunde, und der Embryo wird nur von der starken Chitinschale umschlossen. Die »cellule granuleuse« fehlt nach van Beneden bei *T. bacillaris* und *T. porosa.* Bei diesem letzteren Bandwurm wird die Albuminhülle nur von zwei Zellen gebildet. In bezug auf Konstitution der »couche albuminogène« erscheinen *T. serrata* und *T. saginata*, welche beide die genannte Hülle aus drei Makromeren, nebst der »cellule granuleuse« aufbauen, als Übergangsglieder einerseits zu *T. porosa,* anderseits zu *T. bacillaris,* deren äußere Hülle aus zahlreichen Zellen sich zusammensetzt. Die »couche albuminogène« ist nach van Benedens Auffassung vom Jahre 1881 dem Flimmermantel der

Bothriocephalen homolog[1] und stellt — die »cellule granuleuse« inbegriffen — höchstwahrscheinlich einen Teil des Ectoderms dar (2, S. 203).

Die neuesten, mit geeigneten Präparationsmethoden ausgeführten Untersuchungen über die Embryogenese der Tänien stammen von G. Saint-Remy; sie beziehen sich auf das Genus *Anoplocephala* (29) und auf das Genus *Taenia* (30). — Bei *A. mamillana* (*A. plicata* zeigt im wesentlichen das gleiche Verhalten) setzt sich das junge Uterinei zusammen aus einer nicht cellulären voluminösen kugeligen Masse von homogener Substanz, die indessen bei starker Vergrößerung körnigen Aufbau zeigt, ferner aus einer kleinen Zelle, die der kugeligen Masse kalottenförmig aufsitzt, alles umschlossen von einer runden, dünnen und durchsichtigen Schale. Die große kugelige Masse bezeichnet Saint-Remy als »la masse vitelline de réserve«, die kalottenförmige Zelle als »cellule œuf« (29, S. 300). In der Nachbarschaft dieser letzteren findet man einen oder zwei Richtungskörperchen, die als einfache große Chromatinkörner erscheinen. Die Eizelle (cellule œuf) vermehrt sich durch Teilung, die entstandenen kleinen Embryonalzellen sind bestrebt, die einheitliche Dotterkugel zu halbieren. In jede der Spalthälften dieser letzteren dringt je eine, durch ihren großen Nucleolus ausgezeichnete Zelle, die nach Art der Phagocyten die Dottermasse zu zerstören und aufzusaugen hat (29, S. 306). Inzwischen verwischen sich die Grenzen der Embryonalzellen, in der Folge auch die Umrisse der zwei Dottermassen, so daß zuletzt eine gemeinsame plasmatische Grundlage mit eingestreuten Dotterresten übrig bleibt, welche 3 Arten von Kernen enthält: 1) zwei große Kerne, mit ansehnlichen Nucleolen und spärlichen Chromatinkörnchen; es sind das Kerne der zwei Zellen, die in die Dottermasse eingedrungen sind; 2) drei kleinere Kerne von charakteristischem Aussehen; 3) eine mehr central gelegene Gruppe von etwa 25 kleinen Kernen (»noyaux embryonnaires«), deren Zellen den Embryo aufbauen. Die zuerst genannten zwei Kerne mit reichlichem Protoplasma bilden die umfangreiche äußere embryonale Hülle; sie verstärkt die an ihrer Peripherie befindliche ursprünglich dünne Eischale und geht später zugrunde. Diese äußere Hülle erinnert an die Hüllmembran der Bothriocephalen und entspricht der »couche albuminogène« van Benedens. Die drei kleineren Kerne mit dem zugehörigen Plasma konstituieren die innere Embryonalhülle, die sich allmählich zum »birnförmigen Apparat« umgestaltet. — Eine »cellule granuleuse« fehlt nach Saint-Remy in der Embryogenie von *Anoplocephala*.

---

[1] Die Vorgänge während der Entwicklung des Bothriocephaleneies waren zu jener Zeit noch nicht genauer bekannt.

Aus dem Genus *Taenia* hatte Saint-Remy den klassischen Vertreter für embryologische Untersuchungen — *T. serrata* — gewählt. Das jüngste, von Saint-Remy beobachtete Entwicklungsstadium setzt sich aus zwei sehr ungleichartigen Elementen zusammen: 1) aus einer größeren runden Zelle, die zum überwiegenden Teil von einer centralen Dottermasse erfüllt wird und einen kleinen, chromatinreichen Kern an der Peripherie beherbergt, sowie 2) aus einer kleineren Zelle mit spärlichem, netzförmig verteilten Protoplasma und kleinem Kern (30, S. 147, Taf. I, Fig. 1 u. 2). Diese beiden Bestandteile des Eies sind nicht von einer Schale umschlossen; eine solche entsteht erst auf einem späteren Entwicklungsstadium (30, S. 147, 149). Das größere Element des Eies bezeichnet Saint-Remy als »cellule vitellophage« und identifiziert dasselbe mit dem »globe embryogène« van Benedens, das zweite, protoplasmaarme Element nennt Saint-Remy »cellule embryonnaire principale«. Über das Zustandekommen der beiden genannten Bestandteile des Eies ist Saint-Remy nicht imstande Beobachtungen anzuführen; er macht indessen folgende Annahme. Wenn man voraussetzt, daß der Ausgangspunkt der Entwicklung bei *Taenia* derselbe wäre wie bei *Anoplocephala*, d. h. daß das Ei aus einer kleinen Eizelle und einer großen nicht cellulären Dotterkugel aufgebaut worden wäre, alsdann hätte die erste Furchung der Eizelle zwei Zellelemente ergeben, von denen das eine in die Dotterkugel eindringen würde und diese letztere unter stetem Wachstum von eignem Protoplasma umgeben hätte. Auf diese Weise könnte nach Saint-Remy das jüngste von ihm beobachtete Stadium des Uterineies konstituiert werden. Die »cellule vitellophage« teilt sich in zwei Zellen, jede mit einem großen Kern und linsenförmigen Dotter versehen. — Später erleidet eines der Teilprodukte eine nochmalige Teilung, so daß im ganzen drei große Zellen als Derivate der »cellule vitellophage« resultieren. Die »cellule embryonnaire principale« scheint in zwei Zellen sich zu teilen. Eine von diesen letzteren wächst immer mehr und beladet sich mit lichtbrechenden Körnern, die bei der Präparation verschwinden und nur ein lockeres plasmatisches Gefüge übrig lassen; diese Zelle ist die »cellule granuleuse« van Benedens, sie teilt sich nicht weiter. Die zweite Zelle erleidet wiederholte Teilungen, aus der Gruppe der so gebildeten kleinen Zellen lösen sich drei los, umwachsen unter Verlust der Zellgrenzen die centrale, embryokonstituierende Zellmasse und bilden so die innere Embryonalhülle (»couche chitinogène« van Benedens). Auch die drei »cellules vitellophages« verlieren ihre Umgrenzung und geben, zusammen mit der »cellule granuleuse« die äußere Embryonalhülle ab (»couche albuminogène« van Benedens). Die Chitinschale wird immer stärker auf Kosten der drei Zellen der inneren Hülle, die zuletzt aufgebraucht werden. Schließlich gehen auch die zelligen Elemente der äußeren Hülle zugrunde. —

Für gütige Unterstützung mit Literatur sowie für sonstige Förderung meiner Arbeit bin ich Herrn Prof. Fr. Zschokke in Basel zu herzlichem Dank verpflichtet. Auch Herr Prof. B. Grassi in Rom hatte die Freundlichkeit, mich auf einige weniger bekannte Arbeiten aufmerksam zu machen und mir dieselben zu verschaffen, wofür ich ihm bestens danke.

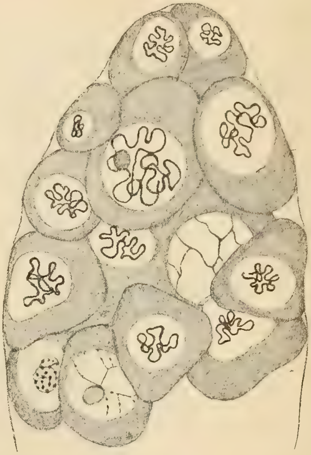
Die vorliegende Untersuchung ist beinahe ausschließlich an Schnittpräparaten (10 μ Dicke) von *T. serrata* ausgeführt worden. Bei der Kleinheit der Eier und in Anbetracht ihrer massenhaften Ansammlung in jedem Uterus liegt genügende Garantie vor, daß der gewonnene Einblick in die Entwicklungsvorgänge trotz der einseitigen, aber bedeutende Vorteile bietenden Präparationsmethode ein vollständiger ist. Nur in wenigen Fällen habe ich zur Rekonstruktion der Bilder aus zwei aufeinanderfolgenden Schnitten gegriffen. Freilich sind die typischen Schnitte, die durch glückliche Schnittführung sei es alle Zellelemente treffen, sei es die fehlenden in erkennbarer Weise andeuten, auf späteren Entwicklungsstadien selten, und nach ihnen muß mit Geduld gesucht werden. — Die besten Präparate erlangte ich mit der Konservierung in Flemmingscher Flüssigkeit und Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield. Sublimatgemische sind für Tänien nicht im gleichen Grade geeignet[1].

Über die Bildung der Oocyten im Keimstock bemerke ich folgendes. Ausgesprochene Teilungsfiguren habe ich im Ovarium niemals beobachtet. Dagegen zeigen die Oocyten des jungen Keimstocks, sowie auch einzelne Oocyten des bereits funktionierenden Keimstocks mit großer Regelmäßigkeit Knäuelfiguren in ihren Kernen (vgl. Textfig. 1). Die weiblichen Keimzellen dieses Stadiums sind kleiner als die Oocyten I. Ordnung (Eigroßmutterzellen), und im Verhältnis zu diesen letzteren plasmareicher; ihr Plasma nimmt ziemlich starke bläuliche Färbung mit Hämatoxylin an. Der große Nucleus mit hellem, durchsichtigen Kernsaft befindet sich in deutlichem Spiremstadium; man findet

---

[1] Umgekehrt verhielt es sich mit den dickschaligen Eiern der Bothriocephalen, wo nach meinen Erfahrungen an *Triaenophorus* gerade Sublimatlösungen den Osmiumgemischen vorzuziehen sind.

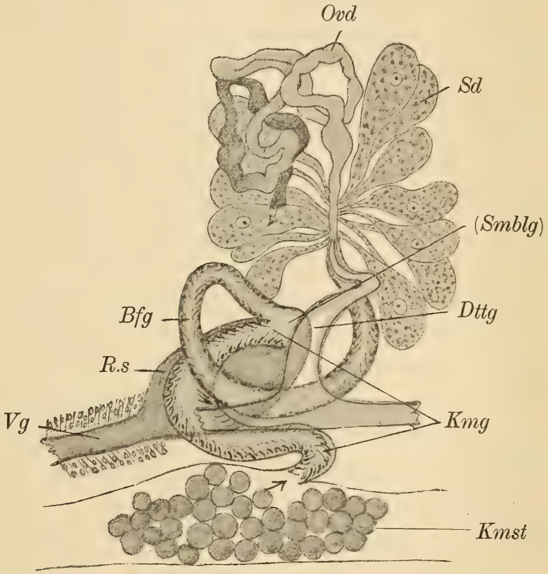
Bilder mit lockerem, über den ganzen Kernraum verteilten Chromatinfaden bis zum einseitig gelagerten dichten Spirem, wie ein solches das sog. Synapsisstadium kennzeichnet. Die Kerne weisen zunächst noch keinen Nucleolus auf, indes beginnt dieser noch vor dem Verschwinden des Spirems sich zu konsolidieren (Textfig. 1). — Die Abwesenheit unverkennbarer Mitosen würde die Keimelemente des jungen Keimstocks als in der Wachstumsphase befindlich charakterisieren. Die Keimphase wäre alsdann sehr frühzeitig und schnell zum Abschluß gelangt, denn, auch in Ovarien, die noch weit vom Funktionszustand entfernt sind, wurden keine typischen Teilungsbilder angetroffen. Analoges Verhalten, d. h. das Fehlen der Mitosen im Ovarium, fand R. GOLDSCHMIDT bei *Zoogonus mirus*, einem digenetischen Trematoden (11, S. 610). Die jüngsten Zellen im Keimstock dieses Wurmes werden stets im Spiremstadium angetroffen. Dieses hat aber nach GOLDSCHMIDT mit der Teilung der Zelle nichts zu tun. Vielmehr setzt GOLDSCHMIDT das Spirem mit Stoffwechselvorgängen in Beziehung: während des Spirems finde eine Sonderung des somatischen und propagatorischen Kernanteils statt, mit Beendigung des Spiremstadiums wird das Trophochromatin aus dem Kern ausgeschwitzt und erscheint später als Dotterkern im Cytoplasma verdichtet (11, S. 635—637). Auch MATTIESEN erblickt bei den Dendrocoelen keinen Zusammenhang zwischen dem Synapsisstadium und dem Teilungsvorgang (24). Nach diesem Autor scheint es sich um eine Erscheinung zu handeln, »die das Zusammenschließen des Chromatins zu langen Fäden begleitet und augenscheinlich fördert« (24, S. 288); die Synapsis bezweckt »sozusagen ein Umgießen des Chromatins in eine neue Form« (S. 292). Demgegenüber ist HÄCKER geneigt, die Spiremstadien, die sich in übereinstimmender Weise in den Ovarien zahlreicher Tierformen vorfinden, tatsächlich mit der Teilung in Zusammenhang zu bringen. Nach der Besprechung der Eibildungsvorgänge im Ovarium von *Canthocamptus* sagt dieser Autor: »Daß man in



Textfig. 1.
Endteil eines in Funktion begriffenen Keimstockschlauches. Aus einem Querschnitt. Vergr. 1350.

den Keimpolstern so gut wie nie ausgesprochene Teilungsfiguren zu sehen bekommt, hängt, wie bei verschiedenen andern Zellvermehrungsvorgängen, offenbar damit zusammen, daß die Teilungen aller Kerne periodisch und mehr oder weniger gleichzeitig vor sich gehen und im übrigen einen sehr raschen Verlauf nehmen« (12, S. 98). — Das mächtige Täniadenovarium könnte ich mir als nur die Wachstumszone vorstellend sehr gut denken; schwieriger scheint sich die gleiche Annahme mit dem relativ kleinen und zellenarmen Keimstock eines digenetischen Trematoden zu vereinen. So hatte denn auch Looss bei *Amphistomum subclavatum* die Keimphase im reifen Ovarium festgestellt (21, S. 151, 152), und ebenso findet Schubmann bei *Fasciola hepatica* ein »in lebhafter Teilung befindliches Keimepithel, das fortgesetzt junge Oocyten entstehen läßt« (33, S. 573). — Aus meiner eignen Untersuchung ergeben sich keine neuen Anhaltspunkte, um die strittige Frage in dem einen oder andern Sinn zu entscheiden. Tatsache ist übrigens, daß der »Dotterkern« erst mit dem Auftreten des Ruhekerns im Cytoplasma zum Vorschein kommt.

Ihre Wachstumsperiode schließt die weibliche Keimzelle im Keimstock ab. Die ausgewachsene Oocyte I. Ordnung (= Eigroßmutterzelle) erscheint in mehr oder weniger runder Gestalt, mit einem Durchmesser von 0,016 mm (Taf. XXXIV, Fig. 1*a* und *b*). Ihr großer, bläschenförmiger, scharfumgrenzter Kern von hellem durchsichtigen Aussehen ist mit einem zarten schwach färbbaren Kerngerüst ausgestattet, sowie mit spärlichen wandständigen Körnchen, welche nicht die volle Chromatinfärbung aufweisen. Ein mäßig tingierbarer, großer Nucleolus, vielfach mit einer kleinen Vacuole versehen, nimmt excentrische Lage im Kern ein. Es hat wenig Anschein, daß der Nucleolus in dem vorliegenden Fall chromatinhaltig sein sollte. Im homogenen Plasma der Oocyte hebt sich die Substanz des »Dotterkernes« ab (Fig. 1*a* u. *b*, »*Dttk*«); bald ist sie zu einem einzigen sichelförmigen Gebilde verdichtet, bald erscheint sie in Form von etwa zwei runden Körnern, in andern Fällen wiederum tritt der Dotterkern nicht scharf individualisiert hervor, und seine bei genannter Behandlung gelbliche Substanz bildet dann einen mehr oder weniger gut ausgeprägten Mantel um das Keimbläschen herum. Die Masse des »Dotterkerns« nimmt mit der Wanderung der Eizelle von den blinden Keimstockschläuchen zum Mittelstück des Ovariums (*Kmst* in Textfig. 2), von woher die Keimzellen in dem Keimgang (*Kmg*) entleert werden, merklich, wenn auch nicht bedeutend zu. Gleichzeitig tritt die Ähnlicheit der Materie des »Dotterkerns« mit dem echten Dotter, wie er im Dotterstock produziert wird, immer mehr vor die Augen. Ursprünglich war ich geneigt die Substanz des »Dotterkerns« als ein Zellprodukt eigner Art zu betrachten, wenn ich auch gezweifelt habe, daß dieselbe zum Chromidialapparat in Beziehung zu setzen wäre (vgl. 16, S. 764). Gegenwärtig zögere ich nicht zuzugestehen, daß der »Dotterkern« nichts andres als echte Dottersubstanz ist, dieselbe, die innerhalb der Zellen des Dotterstocks produziert wird. Der Besitz der befruchteten Eizelle an Dottermaterial stammt demnach, um der weiteren Schilderung voranzugreifen, aus zwei Quellen her: der eine Teil des Dotters ist Bildungsprodukt der Oocyte selbst, der andre hingegen wird in den Dotterzellen des Dotterstocks vorbereitet. In der Tatsache, daß ein und dieselbe Substanz in Zellen zweier verschiedener Organe produziert wird, dürfte nach unsern Vorstellungen von der Natur des Dotterstocks — als umgewandelten Keimstocks — nichts unerklärliches vorliegen. — In der Auffassung des »Dotterkerns« bei *T. serrata* nehme ich somit einen von den Erwartungen Goldschmidts durchaus abweichenden Standpunkt ein. — Die Oocyte des Keimstocks ist von keiner Dotterhaut umschlossen, somit nackt, wie das auch für Eizellen von *Mesostomum ehrenbergi*, *Polystomum integerrimum*, *Gyrodactylus elegans*, *Fasciola hepatica* und wohl auch *Zoogonus mirus* bekannt ist. — Neben den typischen großen Oocyten findet man im Keimstock viel kleinere Zellen, mit dichter zusammengeballtem Spirem. Ich glaube nicht, daß diese Zellen als Abortiveier zu deuten wären, vielmehr betrachte ich dieselben als echte Oocyten, die in erster Linie aus Raummangel in ihrer Wachstumsphase eine Hem-



Textfig. 2.

Zusammenhang der weiblichen Geschlechtsgänge. Kombinierter Querschnitt. *Bfg*, Befruchtungsgang; *Dttg*, Dottergang; *Kmg*, Keimgang; *Kmst*, Keimstock; *Ovd*, Oviduct; *R.s*, Receptaculum seminis; *Sd*, Schalendrüse; *(Smblg)*, Samenblasengang; *Vg*, Vagina. Vergr. 198.

mung erfahren haben. Damit stimmt es auch, daß im älteren Keimstock, der sich schon einer großen Anzahl von Eiern entledigt hatte, die kleineren Zellen nur selten erscheinen oder gänzlich fehlen.

Auf ihrer Wanderung vom Keimstock (Textfig. 2, S. 697, *Kmst*) durch die Schalendrüse (*Sd*) in den Oviduct (*Ovd*) und weiterhin in den Anfangsteil des Uterus erleidet die Oocyte folgende Veränderungen: 1) sie trifft im Befruchtungsgang (*Bfg*) mit Sperma zusammen und wird befruchtet, oder richtiger ausgedrückt besamt; 2) unmittelbar beim Eintritt in die Schalendrüse schließt sich der Oocyte eine vom Dottergang (*Dttg*) herkommende Dotterzelle an und gibt sofort an die erstere ihre Dottermasse ab; 3) der Komplex der beiden Zellen wird beim Durchgang durch die Schalendrüse von einer Eischale umschlossen. — Wenn ich auch über das Verhalten des Spermatozoons im Ei weiter unten einige Angaben machen kann, so war es mir nicht möglich, den Moment des Eindringens des Spermatozoons in die Oocyte zu beobachten. Indes muß dieser Vorgang, mit sehr großer Wahrscheinlichkeit, im Befruchtungsgang sich abspielen, zum mindesten auf keinen Fall später, weil nach Passieren der Schalendrüse bereits ein beschaltes Ei vorliegt. Einzelne Eier gelangen zwar in das Receptaculum seminis, doch ist das nicht die Regel. Aus dem Keimgang (*Kmg*) kommen nämlich die Eier direkt in den Befruchtungsgang (*Bfg*). Das Receptaculum seminis mündet mittels eines ganz außerordentlich kurzen, in der Textfig. 2 nicht zur Geltung gelangenden Samenblasenganges in den Befruchtungskanal (bei *Smblg*), der somit das Sperma empfängt. — Die im Dotterstock produzierten Dotterzellen sind Elemente von runder Gestalt mit 0,007 mm Durchmesser (Taf. XXXIV, Fig. 2). Sie beherbergen einen kleinen, regelmäßig runden, an der Peripherie gelegenen Kern, dessen stark färbbares Chromatin mit großer Konstanz im Centrum in Form von wenigen groben Körnern zusammengeballt ist und so vielfach das Aussehen eines chromatischen Nucleolus vortäuscht. An den charakteristischen Merkmalen dieses Kernes ist die Dotterzelle immer und überall als solche mit Leichtigkeit zu erkennen. Das Protoplasma der Zelle ist äußerst spärlich, es bildet, abgesehen von der äußeren Umgrenzung, nur noch ein schwaches, mitunter kaum sichtbares Anastomosenwerk. In vielen Fällen, wenn auch nicht überall, liegt dem Kerne eine kleine abgegrenzte, etwa linsenförmige homogene Masse (Plasmamasse?), die sich bläulich färbt, an (vgl. z. B. Taf. XXXIV, Fig. 3 *a*, 3 *b*, 5 *c*, 7 *a*, 7 *b*, 7 *c* usw.). Den Hauptbestandteil der Zelle, worin auch ihre funktionelle Bedeutung liegt, macht die große Dotterkugel aus (Fig. 2 *Dtt*); die Dottermasse erscheint durchaus homogen, sie wird mit der Flemmingschen Lösung gelbbraun gefärbt, den Farbstoff nimmt sie nicht an. Ähnliche Gestaltung der reifen Dotterzelle habe ich bei *Davainea celebensis* beschrieben (14, p. 282, Fig. 13) und auch bei andern Tänien beobachtet. — Eine solche Dotterzelle nun legt sich beim Durchgang durch die Schalendrüse an eine Eizelle an, gibt an diese letztere ihre Dottermasse ab und bleibt an der Eizelle angeschmiegt liegen (Fig. 3*a* und 3*b*). Die Aneinanderlegung der beiden Zellen sowie die Übergabe des Dotters vollzieht sich außerordentlich schnell. Bis zum Eintritt in den Komplex der Schalendrüsen bleiben ja Keimgang und Dottergang getrennt (vgl. Textfig. 2, *Kmg*, *Dttg*). Erst innerhalb der Schalendrüse (*Sd*) treffen die Elemente des Keim- und Dotterstocks zusammen, und auf der kurzen Strecke des Schalendrüsendurchbruchs vollzieht sich ihre Vereinigung. Bei dem raschen Verlauf des Vorgangs und der zusammengedrängten Lage der Geschlechtsgänge war es mir nicht möglich, die Anlagerung der Zellen und die Dotterübergabe direkt zu beobachten. Die Schnelligkeit des Prozesses läßt, glaube ich, darauf schließen, daß der Dotter im geformten, und nicht im gelösten Zustande transportiert wird, im Gegensatz zu dem später zu schildernden Verhalten der Dottermasse bei der Furchung der Eizelle. Wie früher in der Dotterzelle, so liegt nunmehr die Dottermasse in der Oocyte I. Ordnung, freilich in einer größeren Qualität, weil sie sich mit dem genuinen in der Eizelle selbst erzeugten Dotter vereinigt hatte. Die Gesamtheit des Dottermaterials erscheint meist in ovaler bis nierenförmiger Gestalt (Fig. 3*a* und *b*, *Dtt*), doch wird gelegentlich auch weniger regelmäßige Verteilung des Dotters innerhalb der Oocyte beobachtet. — Ebenso rasch, und wohl kaum der Beobachtung zugänglich, vollzieht sich das Umschließen des Eies von der Eischale (Taf. XXXIV, Fig. 3*b*). Diese ist auf einmal da und erscheint als ein äußerst dünnes, gelblich-durchsichtiges, strukturloses Häutchen. Wegen dieser Eigenschaften ist die Schale an Uterineiern meistens nicht zu sehen (Fig. 3*a*), wenn sie wohl auch niemals in Wirklichkeit fehlen dürfte. Ich habe allen Grund anzunehmen, daß die Eischale Secretprodukt der Schalendrüsenzellen ist. Sicher ist sie nicht etwa Bildungsprodukt der angelagerten Dotterzelle; diese letztere liegt nur einem kleinen Teil der Peripherie der Oocyte an, und ein Umwachsen der Eizelle von der Dotterzelle, wie das Goldschmidt für die zwei Dotterzellen des *Zoogonus*-Eies beschreibt (11, S. 612), kommt bei *Taenia serrata* niemals vor.

Somit setzt sich das Oviductei von *T. serrata* aus folgenden Bestandteilen zusammen: 1) aus der besamten, aber noch nicht gereiften und nicht befruchteten Oocyte I. Ordnung (= Eigroßmutterzelle), welche die zum Teil aus dem Dotterstock herstammende Dottermasse in sich führt; 2) aus der im Dotterstock produzierten Dotterzelle, die sich ihres Dotters entledigt hatte, und 3) aus der Eischale. Das Spermatozoon blieb in diesen jungen Eiern, solange sie sich nicht zur Reifungsphase anschickten, unsichtbar. Dagegen können ein bis zwei große, sehr intensiv färbbare Chromatinkörner (Chromidien?) im Cytoplasma auftreten (Fig. 3*a*); mit Sperma haben sie sicher nichts zu tun, über ihre Entstehung und Bedeutung kann ich leider nichts berichten. — Die Dotterzelle hat mit der Abgabe der Dottermasse an die Eizelle ihre wesentliche Funktion ausgespielt. Trotzdem bleibt sie, ohne sich zu teilen, während der ganzen Embryogenese erhalten, zunächst der Eizelle bzw. deren ersten Derivaten angeschmiegt, später wird sie unter unwesentlicher Änderung ihrer Form- und Größenverhältnisse passiv in die Bildung der äußeren embryonalen Hüllmembran miteinbezogen, sie ist aber nicht die Bildnerin dieser Membran, wie sie denn überhaupt, um es zu wiederholen, keinerlei Bauelemente weder an den Embryo noch an die Hüllen abgibt[1].

Mit Ausnahme von R. Leuckarts älteren Angaben in den »Blasenbandwürmern« ist die dargestellte Konstituierung des Tänieneies bis in die neueste Zeit hinein nicht richtig erkannt worden. Es ist gewiß ein eigentümliches Schicksal, daß die trotz ihrer Unvollständigkeit im wesentlichen der Wahrheit entsprechenden Beobachtungen Leuckarts aus dem Jahre 1856 später von ihrem scharfsinnigen Urheber selbst wenig beachtet geblieben, und noch mehr, daß die mit neuen und neuesten Präparationsmethoden aufgenommenen Untersuchungen van Benedens (1881) und Saint-Remys (1901) an dem mit einfachsten Mitteln bereits Erkannten vorbeigegangen sind und die Lösung zum Teil auf komplizierten Umwegen suchten. Das primitive Ei von *T. serrata* setzt sich nach Leuckart (1856), wie schon in der Einleitung dargetan worden ist, aus einem »Keimkorn« (= Eizelle) und einem »Körnerhaufen« (= Dotterzelle) zusammen; Leuckart wußte es, daß das erstere Element aus dem Keimstock, das letztere aus dem Dotterstock abstammt; ferner wußte schon Leuckart, daß nur das »Keimkorn« durch fortgesetzte Teilung den Embryo bilde, der »Körnerhaufen« hingegen ungeteilt bleibt. Allerdings war die Übergabe des Dotters an die Eizelle Leuckart nicht bekannt. Die von Leuckart gegebene Abbildung des jungen Uterineies entspricht in ihren wesentlichen Zügen vollkommen meiner Fig. 3*a* und *b*, und hatte vollkommen richtige Deutung gefunden. Die große Beobachtungsgabe des berühmten Helminthologen wird durch das vorliegende Beispiel wieder offenbar. Unbegreiflicherweise sind, wie bereits ewähnt, die späteren Angaben Leuckarts über den gleichen Gegenstand in der II. Auflage des Parasitenwerkes viel unbestimmter gehalten; da »erscheinen die weiblichen Zeugungsprodukte der Täniaden . . . als äußerst kleine rundliche Ballen mit einem fast körnerlosen, hellen ‚Dotter' und einer nur dünnen und wenig festen Umhüllung«. . . . Auch die von Leuckart in der II. Auflage der »Parasiten« gegebenen Zeichnungen der Eier von *T. serrata* stehen an Richtigkeit den älteren Bildern aus den »Blasenbandwürmern« nach. — Die Darstellung der Embryogenese der *T. serrata* nach Moniez deckt sich, was die ersten Entwicklungsstadien anbetrifft, nicht mit dem wirklichen Geschehen. — Van Beneden begeht in seiner schönen und verdienstvollen Untersuchung den einen Fehler, den übrigens auch Moniez macht, daß er das Ei von *T. serrata* aus einer einzigen Zelle zusammengesetzt sein läßt, und infolgedessen sich gezwungen sieht, die Dotterzelle (= »cellule granuleuse«) als durch Teilung der Eizelle entstanden zu erklären. — Die komplizierten Voraussetzungen Saint-Remys, die in der historischen Einleitung besprochen worden sind, entfernen sich vom wirklichen Sachverhalt am meisten, und sollen hier übergangen werden. Da die Darstellung Saint-Remys betreffs Zusammensetzung des Täniadeneies und der ersten Entwicklungsvorgänge an demselben auf Untersuchung von *Anoplocephala mamillana* sich gründet, so wollte ich das von mir an *T. serrata* Beobachtete auch an Vertretern der Anoplocephalinen nachprüfen. Bei *Anoplocephala* spec. aus *Arvicola arvalis*, bei *Bertia rigida* und bei *Schizotaenia hagmanni* habe ich die gleiche Konstituierung des Eies wie bei *T. serrata* gefunden. Das Ei setzt sich zusammen aus einer relativ großen Eizelle und aus einer winzigen Dotterzelle, die der ersteren kalottenförmig aufliegt. Das Ei entspricht in wesentlichen Zügen vollkommen dem von Saint-Remy für *Anoplocephala mamillana* gegebenen Bild (29, Pl. VII, Fig. 1, 2); nur, daß das große kugelige Gebilde, welches von Saint-Remy als »masse vitelline volumineuse« bezeichnet wird, die Eizelle darstellt, die kleine kalottenförmige Zelle hingegen, von Saint-Remy »la cellule œuf très petite« genannt, eben die Dotterzelle ist. Ein Homologon der »cellule granuleuse« der *T. serrata* fehlt somit nicht in der Embryogenese von *Anoplocephala*, wie das Saint-Remy bei Gelegenheit des Vergleichs der Embryonalentwicklung von *Taenia* und *Anoplocephala* hervorhebt (30, S. 153). Dagegen scheint die Dotterzelle (= »cellule granuleuse«) bei der Entwicklung von *Anoplocephala* nicht so lange oder nicht in so deutlicher Form zu persistieren, wie das an den Eiern von *T. serrata* sich konstatieren läßt.

---

[1] Daß die Dotterzelle sich nicht teile, ist sicher festgestellte Regel. Das Bild in Fig. 8*a*, wo zwei Dotterzellen dem Ei anliegen, könnte dennoch möglicherweise auf eine Teilung der Dotterzelle zurückzuführen sein. In einem solchen Ausnahmefall würde eben die Dotterzelle zwei gleiche, passiv sich verhaltende und die Embryogenese in keiner Weise beeinflussende Zellen liefern. — Dotterzellen mit mehreren, offenbar durch Teilung entstandenen Kernen (3, 8) habe ich gleichfalls als Ausnahme beobachtet.

Wie aus der historischen Darstellung ersichtlich, kommt das Verdienst, die Zusammensetzung des Täniadeneies in wesentlichen Zügen richtig erkannt zu haben, Rud. Leuckart, meinem unvergeßlichen Lehrer, zu. Indessen möchte ich bei dieser Gelegenheit nicht verschweigen, daß meine eigne Einsicht in den Aufbau des Tänieneies völlig unabhängig von Leuckarts Beobachtung gewonnen worden ist. Bei der Abfassung meiner vorläufigen Mitteilung über die Embryonalentwicklung von *T. serrata* (16) waren mir Leuckarts Befunde in den »Blasenbandwürmern« nicht bekannt, aus dem einfachen Grunde, daß ich in der billigen Erwartung befangen war, alles Richtige und Überdauernde der Leuckartschen früheren Studien in der II. Auflage des Parasitenwerkes niedergelegt zu finden.

Nicht überflüssig dürfte es sein, darauf hinzuweisen, daß eine der oben beschriebenen durchaus analoge Zusammensetzung des Eies sich auch bei den Distomeen vorfinden kann, so nach den Untersuchungen von Looss bei *Syncoelium ragazzii* Setti. Hier wird bei der Bildung der Eier einer Eizelle »nur eine einzige Dotterzelle beigegeben (22, Taf. XXX, Fig. 67), und diese Dotterzelle scheint außerdem, während der Entwicklung des Embryonalkörpers, ziemlich lange intakt zu bleiben, während sonst die Dotterzellen gewöhnlich sehr früh schon aufgelöst werden und zerfallen« (22, S. 735, 736). Die Eizelle ist, wie bei *T. serrata* durch den Besitz einer großen ovalen Dottermasse, Looss sagt »Dotterkern«, ausgezeichnet. Den Dotterkern scheint Looss als genuinen Besitz der Eizelle aufzufassen (S. 735). Ferner bemerkt Looss, daß die winzige Dotterzelle zur Entwicklung des Embryonalkörpers kaum etwas beisteuern kann (S. 736).

Das dargestellte Aussehen der Dotterzelle bezieht sich auf normalen Zustand, den ich übereinstimmend in einer großen Anzahl von untersuchten Proglottiden vorgefunden habe. Am lebenden Objekt beobachtet, dürfte die Dotterzelle jene lichtbrechenden Körnerhaufen enthalten, von denen die früheren Autoren von Leuckart bis Saint-Remy berichten. Leider habe ich keine Gelegenheit gehabt, frisches Material zu untersuchen, denn ich war darum besorgt, von dem nicht allzu reichlichen Vorrat keine Stadien von der Konservierung und genaueren Untersuchung auszuschließen. Am konservierten und zu Schnitten präparierten Material waren im normalen Zustand keine Körner in der Dotterzelle zu beobachten. SAINT-REMY berichtet, daß die Körner bei der Präparation verschwinden, sich auflösen, und seine Zeichnungen lassen auch in der »cellule granuleuse« keine groben Granulationen erkennen. Wenn auf VAN BENEDENS Präparaten überall die lichtbrechenden Körner in der »cellule granuleuse« zu sehen sind, so rührt es daher, daß dieser Autor, wie aus den Angaben seiner Methoden zu entnehmen ist, den Gebrauch von Xylol und ähnlichen Flüssigkeiten vermieden hatte. So werden meine Bilder zu erklären sein, und wenn auch in der erwähnten Hinsicht die angewandte Methode das natürliche Aussehen der Zelle entstellt, so wird doch dieser Nachteil durch scharfes Hervortreten andrer wichtigerer Elemente reichlich aufgewogen. — Als Ausnahme läßt sich ein atypisches Verhalten der Dotterzelle beobachten, das ich nur in wenigen Proglottiden vorgefunden habe. Die Dotterzelle ist dann mit einer großen Anzahl von ansehnlichen Körnern, die stark dunkelbraun auf den Präparaten gefärbt erscheinen, gefüllt (Fig. 4*a* u. *b*). Die Körner liegen meistens so dicht beieinander, daß sie den Kern der Zelle verdecken. Die Färbung der Körner ist bedeutend viel dunkler, als diejenige des normalen Dotters. Außerdem fehlt der echte Dotter in dergestalt abnormen Eiern nicht (Fig. 4*b*), wenn er auch nicht immer so deutlich wie sonst zum Vorschein kommt (Fig. 4*a*). Soweit ich beurteilen kann, nimmt der ganze Uterusinhalt einer Proglottis diesen abnormen Charakter an. Die Eizelle verhält sich in den genannten atypischen Fällen in zweierlei Weise: entweder entwickelt sie sich nicht und zeigt alle Anzeichen der beginnenden Degeneration bis zum Zerfall, oder aber geht die Entwicklung durchaus normal vor sich, und einzig das abweichende Aussehen der Dotterzelle läßt die Abstammung des Produktes von abnormen Eiern erkennen. Was den erstgenannten Fall anbetrifft, so weisen die Eizellen kein Keimbläschen auf (Fig. 4*a* und *b*), welches sonst, mag auch eine Anzahl von Eiern sich zur Reifung oder Teilung anschicken, immer an zahlreichen Eizellen zu beobachten ist. Im homogenen, dunkler als sonst gebräunten Plasma, das vielfach eine helle periphere Schicht und eine dunkle centrale Masse erkennen läßt, liegen einige stark färbbare Chromatinbrocken und häufig auch Dottermassen. Der zweite Fall, der die normale Entwicklung trotz der abnorm körnerreichen Dotterzelle betrifft, ist z. B. auf Taf. XXXV, Fig. 19 dargestellt.

Nachdem das junge besamte Ei (Oocyte I. Ordnung) den Oviduct verlassen hatte und in den Uterus gelangt ist, spielen sich an ihm die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge ab. Ich habe die genannten Erscheinungen nicht in erschöpfender Weise studiert, auch ist die Untersuchung wegen der Kleinheit des Objekts mit einigen Schwierigkeiten verknüpft. Meines Wissens liegen aber über Reifung und Befruchtung des Cestodeneies noch keine Angaben vor, und so werden wohl die nachfolgenden Mitteilungen trotz ihres fragmentären Charakters nicht unwillkommen sein. — Mit dem Eintritt in die Reifungsphase wird das Spermatozoon im Cytoplasma der Oocyte sichtbar. Das Samenkörperchen oder eigentlich seine chromatische Substanz, muß stark gewachsen sein, denn jetzt erscheint das Spermatozoon als ein großer chromatischer Faden von wechselnder Gestalt und Dicke (Taf. XXXIV, Fig. 5*a*, *b*, *c*, *d* ♂). Spermastrahlung habe ich nicht beobachtet. In Form eines langen Fadens, des Spermaachsenstranges, sahen das Samenkörperchen im Ei: Bresslau bei *Mesostomum ehrenbergi* (5, Taf. XIV, Fig. 1, 2 und 6) und *M. lingua* (Taf. XIX, Fig. 65), ferner Schubmann bei *Fasciola hepatica* (33, Taf. XXXIX, Fig. 20, 23) und Goldschmidt bei *Zoogonus mirus* (11, Taf. XXXVI, Fig. 6, 7 und 8); im letztgenannten Fall kann sich der Spermafaden spiralig aufrollen. Das Keimbläschen verliert die scharf umschriebene Begrenzung, und es findet in ihm die Ausbildung von Chromosomen statt (Fig. 5*a*, *b*, *c*, *d* ♀). Die Fig. 5*a* dürfte die jüngste Phase dieses Stadiums darstellen; die Chromosomen sind hier noch nicht zur vollen Individualisierung gelangt, und der Kernraum erscheint von kleinen wenig färbbaren Körnchen erfüllt. Später schreitet die Auflösung des homogenen, durchsichtigen Kernraums unter Ausbildung von Chromosomen fort, bis diese letzteren zuletzt frei im Cytoplasma zu liegen kommen. Es fällt sehr schwer die Chromosomen zu zählen. Vielfach liegen dieselben so nahe beieinander, daß sie sich gegenseitig berühren und verdecken, und somit bei ihrer Zählung der Willkür ein ziemlich weiter Spielraum offen steht. Immerhin haben die Zahlen 13—15 die größte Wahrscheinlichkeit für sich. Beobachtet wurden verschiedene Zahlen, von 6—16. Die Chromosomen erscheinen auf dem vorliegenden Stadium als sehr stark tingierbare Kügelchen von wechselnder Größe und nehmen die centrale Partie des in Auflösung begriffenen Keimbläschens ein. Der Dotter, der bis dahin in Form eines ovalen oder nierenförmigen Ballens neben dem ruhenden Kern in der Oocyte gelegen hat, nimmt eine eigentümliche Gruppierung um das sich auflösende Keimbläschen herum (Fig. 5 *a*, *b*, *c*, *Dtt*), um zuletzt in zwei Ballen bzw. Gruppen von solchen verteilt zu werden (Fig. 5 *d*). An der noch deutlich erkennbaren Grenze zwischen dem Keimbläschen und dem Cytoplasma treten in dünner Schicht Ansammlungen von feinsten Chromatinkörnchen auf, die gleichsam auf der Oberfläche des Kernraums »ausgeschwitzt« erscheinen (Fig. 5 *b*, *c*). Sie sind jedenfalls dem Chromidialapparat zuzurechnen. — Das geschilderte Stadium muß von längerer Dauer sein, weil es von mir vielfach angetroffen worden ist.

Weniger deutlich und offenbar von sehr raschem Verlauf ist der Vorgang der I. Richtungsteilung. Ich zähle die Bilder Fig. 6 *a*, *b* und *c* hierher, wenn ich auch namentlich für 6 *a* und *b* nicht die absolute Garantie habe, daß es sich dabei wirklich um die Bildung des I. Richtungskörperchens handelt. Beachtenswert erscheint die symmetrische Anordnung der zwei Dottermassen in bezug auf die Achse der Richtungsspindel (Fig. 6 *b* und *c*, *Dtt*). Doch ist die Dottersubstanz weniger scharf umgrenzt, als das vor Eintritt in die Reifungsphase der Fall war, in Fig. 6 *a* ist der Dotter nicht sichtbar. Es scheint somit, daß mit der Bildung der I. Richtungsspindel die Auflösung der Dottermasse in der Oocyte einhergeht. Die sphärischen Centrosomen fallen durch ihren bedeutenden Durchmesser auf. Sie sind von gleicher Größe, und der Befund in Fig. 6 *a* kann wohl nicht im gegenteiligen Sinne verwertet werden. Eine schwache Strahlung habe ich nur einmal gesehen (Fig. 6 *c*). Die Chromosomen treten in so verschiedener Gestalt und Anordnung auf, daß sich kaum etwas Allgemeingültiges von ihnen berichten läßt. Das Spermatozoon war nur in einem Fall sichtbar (Fig. 6 *c* ♂ [?]), falls diese Deutung überhaupt richtig ist. Vielleicht ist auch das große Chromatinkorn in Fig. 6 *a* (?) hierher zu zählen, wenigstens erscheint der Spermakern auf einzelnen Stadien im Ei von *Fasciola hepatica* nach SCHUBMANN in ähnlicher Gestalt (33, Taf. XXXIV Fig. 28, 30, *m*). Die oben erwähnten »ausgeschwitzten« Chromatinkörnchen können in linearer Anordnung im Cytoplasma auftreten (Fig. 6 *c* [?]), so daß sie fast wie Stäbchen aussehen. Dieselben dürften wohl mit den »stark färbbaren Stäben« zu vergleichen sein, die GOLDSCHMIDT in den Eiern von *Zoogonus mirus* beschreibt (11, S. 611) und abbildet (Taf. XXXVI, Fig. 5, 7, 11 *St*). Allerdings, daß diese Stäbe durch Aneinanderlagerung von Körnchen zustande kommen sollten, wird bei GOLDSCHMIDT nicht erwähnt und ist auch aus den Zeichnungen nicht zu entnehmen. — Das Cytoplasma kann außerdem noch gröbere und feinere Chromatinkörnchen führen; die feinen Körnchen lassen in Fig. 6 *b* eine Gruppierung um die Dotterballen herum erkennen. — Die Abschnürung des I. Richtungskörperchens selbst habe ich niemals beobachtet. Der fertige I. Richtungskörper liegt außerhalb der Oocyte, stets in der Nähe der Dotterzelle, und besteht aus wenigen Chromatinbrocken, die bald einzeln zu erkennen sind, bald zu einer unregelmäßigen Masse zusammengeballt erscheinen und von einem spärlichen, farblosen, nicht immer sichtbaren Plasmamantel umschlossen werden (Fig. 7 *a—f*, 9 *a* und *b*, *Rk. I*). Die beiden Richtungskörperchen sind sehr verschieden in ihrem Aussehen, was ein genügend zuverlässiges Merkmal zum Erkennen der aufeinanderfolgenden Stadien des Reifungsprozesses abgibt.

Wenn das Ei sich zur Bildung der II. Richtungsspindel anschickt, erscheinen die zwei Dottermassen in symmetrischer Anordnung wieder (Fig. 7 *a*, *b*, *c*, *d*, *Dtt*). Im Gegensatz zu manchen andern Plathelminthen durchzieht die Richtungsspindel, wie auch bei der Bildung der I. Polocyte, nicht das ganze Ei. Über den Modus des eigentlichen Reduktionsvorgangs kann ich leider nichts berichten. Inzwischen hat sich das Spermatozoon zum Spermakern mit individualisierten Chromosomen umgebildet und ist meistens im reifenden Ei deutlich sichtbar (Fig. 7, *a*, *b*, *d*, *e*, ♂). Diese Umbildung zeigt Übereinstimmung mit dem gleichen Vorgang bei *Polystomum integerrimum* und *Mesostomum ehrenbergi* (vgl. Goldschmidt, 8, Taf. XXII, Fig. 15; Bresslau, 5, Taf. XIV, Fig. 4). Ein besonderes Kenntlichwerden der Austrittsstelle der Richtungskörperchen, wie das Mattiesen für die Eier der Süßwasserdendrocoelen beschreibt (24, S. 300, 302), habe ich an der Oocyte nicht beobachtet. Wenig verständlich sind mir Bilder wie Fig. 7 *f*. Ich denke, daß dieses Stadium sich auf die Bildung der II. Polocyte bezieht und wollte dasselbe nicht außer acht lassen, um auf den Reichtum an chromatischen Elementen, der auch auf späteren Stadien zum Vorschein kommt, hinzuweisen. Jedes Chromatinkorn ist von einem schmalen hellen Hof umgeben. — Das fertig abgeschnürte II. Richtungskörperchen erscheint als eine winzige Zelle, die, wie das I., immer in der Nähe der Dotterzelle ihre Lage nimmt. Bald läßt sich in der kleinen Zelle ein bläschenförmiger Kern erkennen, bald nicht. Charakteristisch ist es, daß das Chromatin in der Regel viel spärlicher auftritt, als im I. Richtungskörper. Die Chromatinmasse findet sich, sei es im Kern, sei es im Plasma der Polocyte, vorwiegend in Form von feinen Körnchen verteilt, welches Merkmal gleichfalls das II. Richtungskörperchen vom I. leicht unterscheiden läßt (vgl. Fig. 8, *g*, *h*, Fig. 9 *a*, *b*, *Rk.II*). — Während bei *Taenia serrata* wie bei *Polystomum* und *Zoogonus* nach Goldschmidt (8, S. 401, 410, 11, S. 612, 613, 623), bei *Fasciola* nach Schubmann (33, S. 587) und Henneguy (13, S. 1238), sowie bei *Gyrodactylus* nach Kathariner (17, S. 528) das Ei erst nach dem Eindringen des Spermatozoons sich zur Reifungsteilung anschickt, wird in den Eiern von Süßwasserdendrocölen nach MATTIESEN die erste Richtungsspindel schon im Ovarium angelegt, und auf dem Zustande der I. Richtungsspindel verharren die Eier bis zu ihrem Austritt aus dem Ovarium und der damit verbundenen Befruchtung (24, S. 292, 293).

Nunmehr folgt die Ausbildung des männlichen und weiblichen Vorkernes. Wir haben den männlichen und weiblichen Kern im Zustande der Auflösung in individualisierte Chromosomen verlassen (Fig. 7 *e* ♂, ♀). Diese Kerne restituieren sich nun zu ruhenden bläschenförmigen Vorkernen (Fig. 8 *a—h*, ♂, ♀ *Prncl*). Ich denke, daß an diesem Vorgang kein Zweifel sein kann; analoge Restitution des männlichen und weiblichen Vorkernes findet sich ja auch bei den verwandten Trematoden, so bei *Fasciola hepatica* nach SCHUBMANN (33, Taf. XXXIV, Fig. 32, 33) und HENNEGUY (13, S. 1238), sowie bei *Zoogonus mirus* nach GOLDSCHMIDT (11, Taf. XXXVII, Fig. 27), sie fehlt freilich bei *Polystomum integerrimum*, eine Zwischenstufe gewissermaßen in der Rekonstruktion der Pronuclei zeigen die Eier der Süßwasserdendrocölen nach MATTIESEN (24, Taf. XI, Fig. 36, 47 *a*). Zunächst treten bei unserm Objekt die Chromosomen in den beiden sich bildenden Vorkernen schärfer voneinander gesondert als je zuvor auf (Fig. 8 *b*), um die Chromosomengruppen herum beginnt sich ein heller Kernraum im Cytoplasma zu differenzieren (Fig. 8 *c*), der an Größe immer zunimmt (Fig. 8 *d*). Jetzt tritt der zu Ende der II. Richtungsteilung zum zweitenmal aufgelöste Dotter wieder im Cytoplasma zum Vorschein (Fig. 8 *d*, *e*), indem er, ähnlich wie zu Beginn der Reifungsphase um den weiblichen Kern, bzw. um beide Kerne herum, in sichelförmiger Anordnung sich gruppiert. Doch scheint das Auftreten des Dotters mit den übrigen Vorgängen in der Eizelle nicht immer den gleichen Schritt zu halten (vgl. Fig. 8 *f*, *g*). Inzwischen schreitet die Konsolidierung der Kernbläschen fort. Die Chromosomen strecken sich in die Länge, in jedem Kern erscheint ein Nucleolus, und die Kerne können als im Übergang zur Spirembildung begriffen bezeichnet werden (Fig. 8 *f*). Die bläschenförmigen Pronuclei nehmen an Umfang zu, das Chromatin, dem Ruhestadium entsprechend, wird immer weniger sichtbar, bis zuletzt Kerne vorliegen, die sich nur wenig von dem Keimbläschen der Oocyte I. Ordnung unterscheiden (Fig. 8 *g*, *h*). Auch der Dotter nimmt die von jenem Stadium her bekannte Gestalt an (Fig. 8 *h*, *Dtt*).

Die beiden Richtungskörperchen sind sehr vergängliche Gebilde. Schon in den ersten Furchungsstadien des Eies sind dieselben in der Regel nicht mehr zu sehen. Das gleiche Verhalten gibt GOLDSCHMIDT für *Zoogonus mirus* an (11, S. 617), und Schubmann hat bei *Fasciola hepatica* die Richtungskörperchen überhaupt nur selten gesehen; auch Mattiesen erwähnt die Vergänglichkeit der Polkörperchen am Planariaei (24, S. 303).

Der eigentliche Vorgang der Befruchtung scheint sich in der Weise abzuspielen, daß die zwei bläschenförmigen Vorkerne zu einem einzigen ruhenden Copulations- bzw. Furchungskern verschmelzen (Fig. 9 *a*, *b*, *Kopk*). Den Prozeß der Verschmelzung selbst habe ich nicht gesehen, und so möchte ich nicht die absolute Garantie für richtige Deutung der Fig. 9 *a* und *b* übernehmen, und das namentlich in Anbetracht des Umstandes, daß die Bildung eines solchen ruhenden Copulationskernes im Tierreich verhältnismäßig selten ist. Diese Erscheinung fehlt z. B. bei den verwandten Trematoden, wie bei *Zoogonus mirus*, bei *Fasciola hepatica* und bei *Polystomum integerrimum*. Anderseits kommt es freilich nach Mattiesen bei den Süßwasserdendrocölen zur Bildung eines einheitlichen, scharf konturierten Furchungskernes (24, S. 307, Taf. XI, Fig. 38 *b*). Desgleichen soll bei *Gyrodactylus* nach Kathariner in der Regel ein bläschenförmiger, wenn auch stark gelappter Furchungskern durch Verschmelzung von Ei- und Samenkern gebildet werden (17, S. 528). Auch glaube ich, daß das in Fig. 10 *a* dargestellte Verhalten des Kernes, welches ich als Auflösung des Copulationskernes zum Zweck der Bildung der I. Furchungsspindel auffasse, meine Deutung vom Zustandekommen eines ruhenden Furchungskernes zu bestätigen geeignet ist.

An der ersten Furchungsspindel ist die achromatische Figur nur selten zu sehen (Fig. 10 *d*). Strahlung wurde von mir nicht beobachtet. Sehr deutlich hingegen treten die großen, runden Centrosomen auf, die übrigens nicht immer von gleichem Durchmesser erscheinen (Fig. 10 *b*, *c*, *d*). Sie zeigen große Ähnlichkeit mit den von Goldschmidt bei *Polystomum* beobachteten Centralkörpern, wenn auch die Centriolen, die Goldschmidt in einigen Fällen feststellen konnte, bei meinem Objekt nicht sichtbar waren. Auffällig groß erscheinen die stabförmigen Chromosomen in Fig. 10 *e* (die Centrosomen sind in diesem Falle nicht zu sehen). Außer den unverkennbaren, regelmäßig angeordneten Chromosomen sind im Ei mehr oder weniger zahlreiche, bald außerordentlich große, bald kleine chromatische Elemente sichtbar, die zum Chromidialapparat zuzurechnen wären (Fig. 10 *a*—*e*). Leider bin ich nicht imstande, über die Entstehung dieser Chromidien etwas Bestimmtes auszusagen. Auf Fig. 10 *a* und *b* hat es den Anschein, als ob feine Chromatinkörnchen an der Oberfläche des sich zur Teilung anschickenden

Kernes aus diesem letzteren ausgeschieden worden wären; Fig. 10 *e* legt die Möglichkeit nahe, daß Chromatinbrocken an den Enden der Chromosomen abgeschnürt werden. — Die Richtung der Spindelachse scheint in gewisser Abhängigkeit von der Lagerung der Dotterzelle an der Eizelle zu stehen (Fig. 10 *c* und *d*). Die erste Furchung ist eine äquale, und die entstandenen zwei Blastomeren gleichen vollkommen in ihrem Aussehen, ja beinahe auch in der Größe, der Oocyte I. Ordnung (Fig. 11 *A*, *B*). Der Dotter, der während des Klüftungsprozesses im Protoplasma aufgelöst war (Fig. 10 *a*—*e*), tritt wieder in Form der charakteristischen ovalen Körper auf (Fig. 11 *Dtt*). Große Chromatinkörner im Protoplasma sind in der Ein- bzw. Zweizahl vorhanden.

Die beiden Blastomeren schicken sich ungefähr gleichzeitig zur zweiten Teilung an, wobei der Dotter wiederum im Plasma aufgelöst wird und unsichtbar bleibt (Fig. 12). Die Teilung ist eine inäquale, und es resultieren zwei Micromeren neben zwei Macromeren (Fig. 13 1, 2, *A*, *B*). Die letzteren gleichen den zwei ersten Blastomeren, die Micromeren sind mit ziemlich reichlichem Plasma ausgestattet, sowie mit einem runden, fein verteiltes Chromatin führenden Kern. Die Micromeren werden nach dem von der Dotterzelle eingenommenen Pole des Eies zu abgeschnürt. — Wie schon erwähnt, wußte Leuckart im Jahre 1856 richtig — im Gegensatz zur irrtümlichen Angabe in der zweiten Auflage des Parasitenwerkes —, daß durch den zweiten Teilungsschritt zwei kleine Zellen gebildet werden.

Die Macromeren treten in eine neue Teilungsphase ein (Fig. 14), die wiederum zwei kleine Zellen hervorbringt (Fig. 15, 16). Nur die Macromeren behalten den Dotter in charakteristischer Gestalt; sobald die Zelle zur völligen Ruhe kommt, wird in ihr das Dotterkorn sichtbar (Fig. 16 *B*, *Dtt*). In den Micromeren läßt sich auch während der Kernruhe kein Dotter beobachten.

Weitere Bildung von Micromeren von den großen Zellen *A* und *B* aus habe ich nicht beobachtet, ich will aber damit nicht mit Bestimmtheit sagen, daß sie nicht geschieht. Unterdessen teilen sich einzelne Micromeren ihrerseits (Fig. 15, 16), und so sieht man z. B. in Fig. 17 fünf stattliche Micromeren neben der immer vorhandenen Dotterzelle und den zwei Macromeren liegen.

Jetzt erleidet eine der zwei großen Furchungszellen eine äquale Teilung, so daß drei Macromeren resultieren (Fig. 18 *A*, *B*, *C*). Welche der zwei ursprünglichen Blastomeren geteilt wird, kann ich nicht angeben. Die drei Macromeren sind nicht alle untereinander gleich; die eine (*A*) ist größer als die zwei andern; wahrscheinlich wird die größere

Zelle eben die nicht geteilte sein. Die verschiedene Größe der drei Zellen drückt sich in den zunächst folgenden Stadien auch in der Größe der zugehörigen Kerne aus (Fig. 19, 20 *A*). Das Aussehen der drei Kerne ist von nun an so charakteristisch, daß dieselben unter der Masse der Embryonalzellen immer sofort in die Augen fallen (Fig. 19—24 *A*, *B*, *C*). Der helle durchsichtige Kernraum birgt einen großen, gut tingierbaren Nucleolus und nur spärliche wandständige Chromatinkörnchen; ein Kerngerüst ist nur in seltensten Fällen angedeutet. — Die drei Macromeren, welche die großen Kerne beherbergen, verlieren bald ihre Umrisse und bilden eine Art Syncytium (Fig. 20 *A*, *B*, *C*). Die größte Zelle scheint in dieser Auflösung voranzugehen (Fig. 18 *A*). Außer an ihren Kernen bleiben indessen die drei Macromeren an der ovalen bzw. linsenförmigen Dottermasse kenntlich, die meistens in der Nähe des Nucleus gelegen ist und bis in die späteren Stadien sich erhalten kann (Fig. 19—22 *Dtt*). Frühzeitig schon ist die periphere Lage der drei großen Zellen um den Haufen der Embryonalzellen herum deutlich erkennbar (Fig. 18, 19, 20 *A*, *B*, *C*). Sie sind auch tatsächlich bestimmt die äußere plasmatische Embryonalhülle des Eies (»couche albuminogène« VAN BENEDENS) zu bilden (Fig. 21, 22, 23, 24 *A*, *B*, *C*). Sie mögen als Zellen der äußeren Hülle bezeichnet werden. Dieses vergängliche Embryonalgebilde hat sicher nutritive Funktionen gegenüber der jungen Wurmanlage zu erfüllen. Die zwei, später drei Macromeren führen ja anscheinend die Hauptmasse des Dottermaterials mit, und geben dasselbe offenbar successive in centripetaler Richtung an den im lebhaften Aufbau begriffenen Embryo ab.

Die Zahl der Micromeren vermehrt sich stetig. Von einem Stadium an, das zwischen dem in Fig. 18 dargestellten und demjenigen von Fig. 19 etwa in der Mitte liegt, geschieht diese Vermehrung sicher nur durch Teilung der Micromeren und nicht durch Abschnürung kleiner Zellen von den drei Macromeren. Ich habe diese letzteren in der in Rede stehenden Entwicklungsphase niemals in Teilung begriffen beobachtet. Nachdem die Zahl der Micromeren eine bedeutende Zunahme erfahren hatte, lassen sich unter ihnen zwei Arten von Zellen unterscheiden. Das wird durch die Fig. 20 veranschaulicht, wo 15 Micromeren eingezeichnet sind, im ganzen kommen diesem Stadium etwa 18 kleine Zellen zu. Man bemerkt drei größere Micromeren, mit hellerem, chromatinarmen Kern und einem großen Nucleolus (1[*a*], 2[*b*], 3[*c*]). Die übrigen Micromeren, in überwiegender Anzahl (4—15), führen einen chromatinreichen Kern und lassen in der Regel keinen Nucleolus erkennen. Die zunächst erwähnten, später in der Zahl von drei bis fünf auftretenden größeren

Micromeren, geben die Grundlage für die innere embryonale Hülle ab (»couche chitinogène« VAN BENEDENS), welche in der Folge die Absonderung der Chitinschale um den Embryo übernimmt. Wie die Zellen der äußeren Hülle, so verlieren auch die wenigen zu Hüllzellen differenzierten Micromeren ihre Zellkonturen und bilden eine gemeinsame plasmatische Masse um den Embryo herum (Fig. 21); in dieser Plasmamasse liegen ihre großen chromatinarmen Kerne (*a*, *b*, *c*, *d*). Weiterhin konsolidiert sich dieses plasmatische Syncytium zu einem dichten, stärker färbbaren Mantel von ovoider Gestalt (Fig. 22, 23, 24), die eingeschlossenen großen Kerne machen die sphärische Krümmung des sie beherbergenden Plasmamantels mit, was bei Betrachtung der geeigneten Präparate ein hübsches Bild gewährt (so z. B. läßt sich diese sphärische Krümmung an den zwei Kernen *a* und *b* in Fig. 23 in Wirklichkeit beobachten, in der Zeichnung allerdings ist dieses Verhalten kaum wiederzugeben). — Die Dotterzelle, die inzwischen an Größe bedeutend zugenommen hatte, liegt immer nach außen von der inneren Hülle, meist in der Plasmamasse der äußeren Hülle eingebettet (Fig. 22—24 *Dttz*). Der Inhalt der Dotterzelle weist häufig eine deutlich wabige Struktur auf (Fig. 21, 24, 26), der Kern deutet auf beginnende Degeneration hin (Fig. 23—26).

Während dieser Vorgänge hatte sich die Masse der kleineren Zellen innerhalb der beiden Hüllen zum ovalen Körper der Oncosphaera zusammengruppiert (Fig. 21 u. flg.). Über den Bau des Embryos kann ich leider nur sehr wenig aussagen, und hoffe bei andrer Gelegenheit in die Zusammensetzung der Täniadenoncosphaera tiefer eindringen zu können. Die Zellen der Oncosphaera erscheinen meistens alle von gleicher Beschaffenheit, oder eigentlich gilt das für die kleinen, runden, chromatinreichen Kerne, weil Zellgrenzen nicht sichtbar sind. Charakteristisch für die kleinen Nuclei ist die Verteilung des Chromatins in wenigen (zwei bis drei) der Peripherie angeschmiegten Körnern. In manchen Fällen lassen sich an deutlich verschiedener Färbbarkeit zwei Arten von Zellen auseinanderhalten, die die verschiedenen Pole des Embryo einnehmen (vgl. Fig. 26). Mitunter heben sich aus der Masse von gleichartigen Kernen wenige größere Kerne mit hellem Kernsaft und großem Nucleolus ab (Fig. 26). So würden in der Oncosphaera der Fig. 26 drei Arten von Zellen vorliegen. Diese dreierlei Zellen werden wohl mit den von DE VINCENTIIS in seiner sehr sorgfältig ausgeführten Untersuchung der Eier von *T. saginata* unterschiedenen »cellule cefaliche«, »cellule caudali« und »cellule intermedie« (6, S. 53) übereinstimmen. Die sechs Häkchen erscheinen am Embryo sehr frühzeitig, doch bleiben sie an Präparaten, die in Kanadabalsam eingeschlossen sind, sehr schwer sichtbar, und sind auch darum auf den Fig. 21—26 nicht eingezeichnet. Eine deutliche Sonderung der Zellen der Oncosphaera in eine äußere und innere Schicht, wie sie van Beneden beschreibt und abbildet (2, S. 198, 199, Fig. 23, 25, 26), konnte ich nicht beobachten. Auch läßt sich eine solche Sonderung aus den Abbildungen Saint-Remys nicht entnehmen. Die zarte Cuticula des Embryo hebt sich mitunter vom Körper dieses letzteren ab (Fig. 26). Dieses Häutchen war schon Leuckart (20, S. 414) und De Vincentiis (6, S. 58) am Täniadenei bekannt.

Die innere plasmatische Hülle übernimmt, wie das schon Leuckart im Jahre 1856 wußte, die Bildung der Chitinschale des Eies. Die erste Andeutung dieses Vorgangs gibt sich kund im Auftreten von lichtbrechenden Körnchen in regelmäßigen Abständen an der Oberfläche der Plasmahülle (Fig. 24; bei gewisser Einstellung erscheinen die Körnchen dunkel, so sind sie auch in der Figur eingezeichnet). Diese Granula werden in übereinstimmender Weise von Saint-Remy abgebildet (30, Pl. I, Fig. 13, 14). Dieser Autor spricht von »petits granules réfringents, d'aspect chitineux, qui s'épaissent peu à peu. Ils se forment aux dépens de la substance de l'enveloppe interne. . . . Ces corpuscules ne sont pas isolées les uns des autres, mais unis par une substance moins réfringente et par suite difficile à voir: ils forment avec elles une lame résistante, et ne se dissocient pas lorsqu'on la déchire par pression« (30, S. 152). Van Beneden beschreibt die in Rede stehenden Körnchen als »petits cylindres juxaposés« und bildet auch dieselben als schwarze Vierecke ab (2, S. 199, Fig. 27, 28). Die zwei Figuren van Benedens scheinen mir indessen in bezug auf die genannten körnchenartigen Gebilde schematisiert zu sein. — Auch Leuckart hatte schon im Jahre 1856 die Körnchen als »kleine Höckerchen« beobachtet (18, S. 94).

Die Einzelheiten in dem successiven Aufbau der Chitinschale habe ich nicht verfolgen können. Nach außen von der plasmatischen Hülle (»couche chitinogène«) findet man eine in die Dicke wachsende helle Chitinschale (Fig. 25), die erst im reifen Ei die typische Radiärstreifung mit Deutlichkeit erkennen läßt. Gleichzeitig wird die innere plasmatische Hülle selbst, die früher homogenes, saftiges Aussehen besaß, durch Auftreten von Körnchen und Vacuolen in einer auf Degeneration hindeutenden Weise umgeändert. Nach Leuckart wachsen die »kleinen Höckerchen« in die Länge (in radialer Richtung) und liefern so die »Stäbchen«, welche die Chitinschale zusammensetzen (18, S. 94). Auch van Beneden berichtet: »ces petits cylindres s'allongent suivant leur grand axe et l'enveloppe chitineux gagne d'autant en épaisseur« (2, S. 199). Saint-Remy läßt die Körnchen unter Wachstum sich vereinigen; daraus entsteht nur die begrenzende, äußere dichte Schicht der Schale. Die darunter liegende plasmatische Hülle wandelt sich nach diesem Autor in die Hauptchitinmasse der homogenen Schale um; die innere Fläche der Schale ist nach Saint-Remy mit chitinigen Auszackungen besetzt (30, S. 152, Pl. I, Fig. 15, 16). Diese letztere Beobachtung kann ich nicht bestätigen.

Die Chitinschale des reifen Eies, dessen größerer Durchmesser 0,035 mm beträgt, erscheint am Totalpräparat bei mäßig starker Vergrößerung im optischen Schnitt als eine homogene helle Masse mit deutlich ausgeprägter radiärer Struktur. Auf Schnitten sieht man die Radiärstreifung nur in der inneren Schicht der Schale (Fig. 26); die äußere Schicht zeigt fein granuliertes Aussehen. Die Oberfläche der Eischale ist äußerst zierlich skulpturiert. In der Aufsicht, bei starker Vergrößerung, erkennt man auf der Schale winzige polygonale Felderung; jedes Feld ist mit feinen, stark lichtbrechenden Pünktchen besetzt (Fig. 27 *a*). Behandelt man das Ei mit Kalilauge und drückt auf das Deckgläschen, so beginnt die Schale zu zerfallen, und alsdann überzeugt man sich, daß jedes polygonale Feld der Oberfläche die Basis eines keilförmigen chitinigen Körpers, genauer gesagt, einer Pyramide bildet (Fig. 27 *b*). Durch dichtes Aneinanderlagern der Pyramiden entsteht die einheitliche Schale; die Radiärstreifung wird durch Lichtbrechung an den radialen Flächen der Pyramiden hervorgerufen. Diese letzteren selbst sind nicht radiär gestreift; ihre innere (centripetale) Hälfte erscheint vollkommen homogen, die äußere Hälfte führt die bei der Aufsicht erkennbaren lichtbrechenden Pünktchen. Eine distinkte äußere Lamelle an der Eiperipherie ist nicht nachweisbar, wenn auch die pyramidenförmigen Körper gerade an der Begrenzungslinie des Eies den festesten Zusammenhang miteinander aufweisen (Fig. 27 *b*)[1].

Die Zusammensetzung der Chitinschale aus getrennten radialen Elementen hatte Leuckart in den »Blasenbandwürmern« gestützt auf die Untersuchung der *T. serrata* erkannt. »Die Eier unsrer Bandwürmer besitzen demnach auf der Außenfläche ihrer Schale eine große Menge von senkrecht stehenden starren Stäbchen oder Haaren« (18, S. 93).

---

[1] Über die Einwirkung von Verdauungssäften auf die Schale der Tänieneier haben De Vincentiis (6) und Drago (7) interessante Untersuchungen angestellt, auf die hiermit verwiesen sei.

Der Ausdruck »Stäbchenbesatz«, der auch im Parasitenwerk wiederkommt, scheint mir allerdings wenig glücklich gewählt. — Van Beneden unterscheidet an der Chitinschale eine »lamelle extérieure« und »la couche des bâtonnets cylindriques«. »La lamelle extérieure de l'enveloppe chitineuse est formée d'une matière molle et homogène. On peut s'en assurer en examinant des œufs vivants. On observe assez fréquemment des boursouflures de cette lamelle superficielle« (2, S. 200). Wie gesagt, habe ich an meinen Präparaten eine solche Lamelle nicht beobachtet. — In einer sehr ausführlichen, aber wenig klaren Weise behandelt De Vincentiis die Frage nach der Zusammensetzung der Schale des reifen Eies von *T. saginata* (6). Nach diesem Autor »l'elemento costitutivo della membrana (=guscio) non è un bastoncino semplice, nè un prisma; ma un cordone continuo rientrante« (6, S. 45): Die Eischale setze sich zusammen aus einem kontinuierlichen unzählige Male geschlungenen Faden, in der Art, daß je zwei radial gestellte Schenkel einer etwa stimmgabelförmigen Schlinge dem »Stäbchen« der Helminthologen entsprechen (6, S. 45). Die dermaßen gebaute Eischale stütze sich auf einer nach innen zu gelegenen Membran mit doppelten Konturen (6, S. 50). — Die Darstellung De Vincentiis, die durch schematische Figuren illustriert wird (6, Taf. III, Fig. 17—20), kann ich nach meiner Untersuchung der Eier von *T. serrata* nicht bestätigen.

Wenn das Ei sich dem reifen Zustand nähert, unterliegen die beiden plasmatischen Hüllen der Degeneration. In Fig. 26 sind von der inneren Hülle, die ja ihre Rolle schon ausgespielt hatte, nur spärliche, stark färbbare, flockig-körnige Überreste an der Innenfläche der dicken Chitinschale vorhanden. Länger erhält sich, in dünner Schicht, das Plasma der äußeren Hülle, bald mit den großen Kernen, bald nur mit den Nucleolen derselben. Sehr ausdauernd erweist sich die Dotterzelle (Fig. 26 *Dttz*). — Die außerhalb der Chitinschale gelegenen plasmatischen Elemente dürften wohl erst durch Fäulnis, nachdem das Ei ins Freie gelangt ist, vollständig zerstört werden. Ich habe wenigstens dieselben bis in die letzten mir vorliegenden reifen Glieder der Strobila beobachtet.

Die Embryogenese der Cestoden hatte in den letzten Jahren wieder an aktuellem Interesse gewonnen, und zwar veranlaßt durch erneute Fragestellung, die sich aus den entwicklungsgeschichtlichen Studien an Trematoden und Turbellarien ergab. Im Jahre 1902 führte R. Goldschmidt an den Eiern von *Zoogonus mirus* den Nachweis, daß an jede

Eizelle, noch im unreifen Zustand, sich zwei im rudimentären Dotterstock gebildete Zellen anlegen, welche die Eizelle umwachsen und so die für Distomeenentwicklung charakteristische Hüllmembran bilden (9, S. 873, 874). Die Eier von *Zoogonus* sind nach GOLDSCHMIDT schalenlos. Durch E. BRESSLAU ist im Jahre 1904 analoge Herkunft der Hüllmembran in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* bekannt geworden. Auch hier schließt sich eine Anzahl von Dotterzellen unter Abplattung und Ausbreitung in einer Hüllhaut zusammen, welch letztere somit keinen Bestandteil des Eies bzw. des Embryos darstellt (5, S. 234, 235). Bei *Mesostomum lingua* und *M. productum* sowie bei *Plagiostomum girardi* werden in den Sommereiern bzw. Kokons einzelne Dotterzellen zu Hüllzellen umgebildet, ohne daß sie indes imstande gewesen wären, eine vollkommene Membran zu formen (5, S. 309—314). — In der definitiven Darstellung der Entwicklung von *Zoogonus mirus* im Jahre 1905 fügt GOLDSCHMIDT seinen früheren Befunden noch die Beobachtung hinzu, daß auf einem Furchungsstadium von sechs Zellen eine Zelle sich aus dem Verband der Furchungszellen loslöst und nachträglich in die Bildung der Hüllmembran einbezogen wird (11, S. 627). »Am Prinzip«, sagt GOLDSCHMIDT, »wird dadurch aber nichts geändert, die Hüllmembran bleibt eine nichtembryonale Bildung« (11, S. 645).

Es ist klar, daß die beiden genannten Forscher nach der Aufklärung des eigentümlichen Vorgangs der Hüllmembranbildung geneigt waren auch das Zustandekommen der Embryonalhüllen der Cestoden und Trematoden im allgemeinen auf den gleichen Modus der aktiven Betätigung der Dotterzellen zurückzuführen. Namentlich hatte sich BRESSLAU in dieser Hinsicht bestimmt ausgesprochen. Dieser Autor weist darauf hin, daß die diesbezüglichen älteren Beobachtungen SCHAUINSLANDS an Distomeen und Bothriocephalen sehr wohl als irrtümlich ausgelegt werden können, indem die Abbildungen SCHAUINSLANDS von den Eiern des *Distomum globiporum* sowie des *Bothriocephalus latus* den Gedanken einer Entstehung der Hüllmembran aus Dotterzellen nahelegen (5, S. 315, 316). Die Entwicklung der Tänien zieht BRESSLAU nicht in Betracht, unter folgender Begründung: »Wenn ich hier von der Täniadenentwicklung . . . ganz absehe, so geschieht dies deshalb, weil hier Verhältnisse vorliegen, die nicht ohne weiteres zum Vergleich herangezogen werden können. Denn da hier, speziell bei der ihrer Entwicklung nach am genauesten bekannten *T. serrata*, von Anfang an neben der Keimzelle Dotterzellen nicht vorhanden sind, kann es nicht wundernehmen, wenn die als Homologon der

Hüllmembran betrachtete »couche albuminogène« von der Keimzelle sich herleitet, genau so wie das für die den Dotterzellen entsprechende ,cellule granuleuse' . . . der Fall ist« (5, S. 314). Unter Bezugnahme auf GOLDSCHMIDTS Befunde an *Zoogonus* gelangt BRESSLAU zu folgendem Schlußresultat: »Ich glaube, daß damit die Frage nach der Entstehung der Hüllmembranen entschieden ist: sie haben, wo sie auftreten, bei den Rhabdocöliden, wie bei den Trematoden und Cestoden, nichts mit dem Embryo zu tun, sondern stellen Bildungen der Dotterzellen dar« (5, S. 317). GOLDSCHMIDT schließt sich, was die Trematoden anbetrifft, der Auffassung BRESSLAUS völlig an, allerdings mit einer auf *Zoogonus* sich beziehenden Einschränkung, daß nämlich, wenn auch die Hüllmembran zunächst nur von den Dotterzellen gebildet wird, so doch nachträglich in ihre Bildung eine Furchungszelle einbezogen wird (11, S. 645).

Der soeben zitierte Schlußsatz BRESSLAUS kann in seiner allgemeinen Fassung nicht aufrecht erhalten werden. Einmal, läßt sich die Embryonalentwicklung der Tänien, wo beide Hüllmembranen unzweifelhaft Derivate der Eizelle sind, nicht ohne weiteres aus dem zu vergleichenden Material ausschließen. Denn in der Embryogenese von *T. serrata* fehlt nicht von Anfang an eine Dotterzelle neben der Keimzelle — wie das übrigens nach dem damaligen Stand unsrer Kenntnisse anzunehmen BRESSLAU völlig berechtigt war —, und die »cellule granuleuse« VAN BENEDENS entspricht nicht nur der Dotterzelle, die sich aber von der Keimzelle durch Teilung herleiten würde, sondern sie ist eine genuine, im Dotterstock erzeugte Dotterzelle, welche sekundär erst der Eizelle angelagert wird. Nachdem wir noch dazu durch LOOSS einen Trematoden kennen gelernt haben, dessen Eier neben der Eizelle nur eine einzige Dotterzelle aufweisen, liegt von den Täniaden über *Syncoelium* und *Zoogonus* zu den übrigen Trematoden sowie zu Bothriocephalen in bezug auf die Konstitution des Eies eine kontinuierliche Vergleichsreihe vor, aus welcher die Täniaden auszuschließen nicht statthaft sein dürfte. — Zweitens, was die Bothriocephalen anbetrifft, auf welche BRESSLAU sich in erster Linie stützt, so bleibt es noch in hohem Grade fraglich, ob mit der Vermutung des genannten Autors, die Hüllmembran in den Eiern der Bothriocephalen stamme von den Dotterzellen ab, das Richtige getroffen worden ist. BRESSLAU bildet die Fig. 31 Taf. VII SCHAUINSLANDS ab (5, S. 316, Textfig. III*c*)., welche ein Ei von *Bothriocephalus latus* im Stadium der Hüllmembranbildung darstellt, und bemerkt zu der Figur: »Ich kann mir ein überzeugenderes Bild für die Abstammung der Hüllzellen von den Dotterzellen überhaupt nicht denken« (5, S. 315). Diese aus SCHAUINSLANDS Fig. 31 entnommene Ähnlichkeit mit dem Prozeß der Hüllbildung im Ei von *Mesostomum ehrenbergi* reicht nach BRESSLAU aus, um die Hüllmembranen der Cestoden als Produkt der Dotterzellen anzusprechen (5, S. 317). Ich glaube auf Angaben SCHAUINSLANDS, die durch Zeichnungen bekräftigt werden, hinweisen zu müssen, wonach bei verschiedenen Gattungen und Arten der Bothriocephalen die Dotterzellen im Ei bald früher, bald später einer Auflösung anheimfallen, ihre zellige Natur somit verlieren, und am Aufbau des Embryo bzw. dessen Hüllen keinen Anteil nehmen (32, S. 529, 539, 546, 553). Ich habe um so weniger Veranlassung, die sorgfältigen Beobachtungen SCHAUINSLANDS anzuzweifeln, als ich mich selbst an den Eiern von *Triaenophorus nodulosus* sicher überzeugen konnte, daß die Dotterzellen, die im jungen Ei mit aller Deutlichkeit als Zellen sich zu erkennen geben, sehr bald ihre Konturen verlieren, ihren körnigen Inhalt zu einer gemeinsamen Masse verschmelzen lassen und lediglich als Kerne (Nuclei) persistieren. Leider fehlen mir noch spätere Entwicklungsstadien, um die nunmehr höchst wahrscheinliche Annahme, die Hüllmembranen im Ei von *Triaenophorus* können nur Produkte der Keimzelle sein, auch definitiv zu beweisen.

Es dürfte nicht überflüssig sein, darauf aufmerksam zu machen, daß auch innerhalb der Trematoden die Hüllmembran in der Embryogenese keineswegs durchgreifend Bildungsprodukt der Dotterzellen ist. Ich meine die Untersuchungen W. SCHUBMANNS an *Distomum hepaticum*, welche gezeigt haben, daß die 28—30 Dotterzellen des Eies innerhalb der Eischale zerfallen und Nährmaterial für den wachsenden Embryo liefern, daß ferner vom Embryo sich mehrere Ectodermzellen ablösen und diese Zellen die Hüllmembran konstituieren, welch letztere somit embryonaler Herkunft ist (33, S. 597—602).

Während die Homologie der Hüllmembranen bei Cestoden, wie sie SCHAUINSLAND begründet hatte, aufrecht zu erhalten ist — »la couche albuminogène« der Tänien entspricht der Hüllmembran der Bothriocephalen, »la couche chitinogène« hingegen dem flimmernden oder nichtflimmernden Mantel dieser letzteren —, lassen sich die von den Dotterzellen herstammenden Hüllen der Rhabdocöliden und des *Zoogonus mirus* nicht mit den Hüllbildungen der Cestoden homologisieren. Die embryonalen Hüllen bei Rhabdocöliden, Trematoden und Cestoden können nicht unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zusammengefaßt werden, wie das BRESSLAU vermutet hatte.

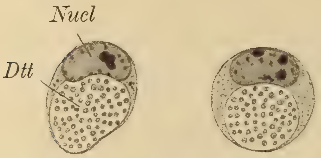
Bis jetzt habe ich die Befunde Goldschmidts am *Zoogonus mirus*, was die Bildung der Hüllmembran anbetrifft, um den Gang der Darstellung nicht zu komplizieren, als gesicherte Tatsachen hingenommen, was ja auch übrigens meiner anfänglichen Überzeugung bei der Abfassung der vorliegenden Arbeit entspricht. Nun möchte ich mir erlauben, die Untersuchung Goldschmidts in bezug auf einige Punkte der Embryogenese kritisch zu besprechen. Bei einer vergleichenden Betrachtung der Entwicklung von *Zoogonus* und *T. serrata* sind mir Zweifel entstanden, ob denn bei *Zoogonus* die Eischale fehlen sollte[1] und ob die zwei Dotterzellen wirklich die Eizelle umwachsen und so die Hüllmembran abgeben, welch letztere in diesem Fall trotz nachträglicher Aufnahme einer Furchungszelle im Prinzip eine nichtembryonale Bildung bleiben würde. Auf briefliche Mitteilung meiner Zweifel hatte mir Herr Dr. Goldschmidt die Gründe angeführt, warum ihm meine Vermutungen unwahrscheinlich vorkommen; im übrigen hatte Herr Dr. Goldschmidt die große Freundlichkeit gehabt, mir seine *Zoogonus*-Präparate zur Durchsicht anzubieten, wovon ich nicht versäumte Gebrauch zu machen. Auch an dieser Stelle danke ich Herrn Dr. Goldschmidt verbindlichst für seine Bereitwilligkeit. An den Goldschmidtschen Originalpräparaten von *Zoogonus mirus* habe ich mich tatsächlich überzeugt, daß das Uterinei von einer äußerst feinen strukturlosen Schale von schwach gelblicher Farbe und scharfem Kontur umschlossen ist. Die Membran ist infolge ihrer Feinheit und ihres leichten Sich-Anschmiegens an die Elemente des Eies nicht überall zu finden, an ihrem Vorhandensein aber hege ich keinen Zweifel, und ebensowenig an der Tatsache, daß die zarte Schale ein dem Ei selbst fremdes, von Drüsen erzeugtes Produkt ist. Diese Eischale hatte Goldschmidt nicht etwa übersehen — was seine Fig. 6 und 26 auf Taf. XXXVI bzw. XXXVII beweisen —, wohl aber in unrichtiger Weise interpretiert. Daß die in Rede stehende Membran keine Fortsetzung der Dotterzelle ist, überzeugt man sich auf Bildern, welche etwa den Goldschmidtschen Fig. 6 und 26 entsprechen, die Membran aber, wie bei Goldschmidt über das Ei herum, auch über die Dotterzellen herum, in voller Unabhängigkeit von diesen letzteren aufweisen. Freilich fehlt ja bei *Zoogonus* nach Goldschmidt die Schalendrüse im gewöhnlichen Sinne. Wir wissen aber — ich entnehme das Folgende dem Werke M. Brauns über die Trematoden —, daß bei *Aspidogaster* keine Schalendrüse beobachtet worden ist, und daß somit nur die Annahme übrig bleibt, die, in diesem Fall vorhandene, Eischale werde von den Wänden des Anfangsteils des Uterus secerniert, welcher Vorgang nach M. Braun auch bei einigen andern Trematoden stattfinden soll (3, S. 757). Daß dieser Modus der Eischalenbildung bei Trematoden tatsächlich stattfindet, wurde von Looss an den Eiern von *Syncoelium raggazzii* nachgewiesen. Hier wird das Ei außer von einer feinen, aus der Schalendrüse stammenden Schale später im Uterus noch von einer zweiten dicken Schale umschlossen. »Die dicke gelbe Schale der Eier bildet sich aber — so schreibt Looss — erst viel später; sie bildet sich weiterhin ziemlich plötzlich und an einer Stelle des Uterus, wo dieser auf einer ziemlich langen Strecke äußerlich von großen, platten, protoplasmareichen Zellen dicht bepflastert ist. Weiter nach vorn verschwinden diese Zellen wieder; ich zweifle nicht im geringsten, daß wir es hier mit einer zweiten Schalendrüse zu tun haben« (22, S. 736). Es gibt allerdings, nach einer brieflichen Mitteilung Goldschmidts, im Uterus von *Zoogonus* keinerlei drüsige Stelle, welche die Schalendrüse vertreten könnte. Indes bleibt mir aber, nachdem ich auf prinzipielle Möglichkeit der Bildung einer Eischale bei Abwesenheit einer echten Schalendrüse oder unabhängig von derselben hingewiesen habe, nichts übrig, als an der Homologie der feinen Eischale von *Zoogonus mirus* und derjenigen andrer Trematoden- und Cestodeneier festzuhalten. — Was nun die zweite Frage der Anlagerung und eventuellen Umwachsung der Eizelle von den zwei Dotterzellen anbetrifft, so sehe ich mich zunächst veranlaßt, die von Goldschmidt gegebene Darstellung der Dotterzellen nach eigner Beobachtung zu berichtigen und zu ergänzen. Von dem unpaaren Dotterstock des *Zoogonus mirus* berichtet Goldschmidt, daß »derselbe seiner Funktion nach diesen Namen gar nicht verdient«; und weiter: »Das relativ kleine birnförmige Organ ist von einer nicht sehr großen Zahl kleiner polygonaler Zellen erfüllt, die den Dotterzellen andrer Trematoden nicht im geringsten ähneln. Vor allem fehlt ihrem gleichartigen körnigen Plasma jede Spur von Dottersubstanz« (11, S. 609). Auch entnehme ich der vorläufigen Mitteilung von Goldschmidt folgenden Passus: »Looss und Odhner haben schon darauf hingewiesen, daß die kleinen polygonalen Zellen mit den chromatinreichen Kernen, die dieses Organ (= Dotterstock) zusammensetzen, keine Spur von Dottersubstanz enthalten[1]. In der Tat kommt diesen Zellen, wie wir weiterhin sehen werden, eine ganz andre Funktion zu« (9, S. 872). Demgegenüber konstatiere ich, daß die Beschreibung Goldschmidts nur für junge Dotterzellen paßt. Reife, funktionsfähige Dotterzellen (Textfig. 3) sind nicht mehr polygonal, sondern rund, und enthalten neben dem großen, chromatinreichen Kern (*Nucl*) einen rund umschriebenen Raum, der mit unverkennbaren gelblichen Dotterkörnern reich gefüllt erscheint (*Dtt*). Die Dotterzelle von *Zoogonus mirus* ist somit vollkommen analog zusammengesetzt wie eine solche von *T. serrata*, nur daß der Dotter, nicht wie im letztgenannten Fall, zu einer einheitlichen Kugel konsolidiert erscheint, sondern in Form von sehr zahlreichen kleinen Körnern auftritt, dazu wäre noch zu erwähnen, daß die reife Dotterzelle des Dotterstocks einen größeren Reichtum an Plasma aufweist, als das sich bei *T. serrata* konstatieren läßt. Schon diese im Prinzip mit *T. serrata* übereinstimmende Beschaffenheit der Dotterzellen scheint kaum die Erwartung zu berechtigen, daß diesen Zellen »eine ganz andre Funktion« als sonst den Dotterzellen bei Trematoden und Cestoden zukommen sollte. Und in der Tat vermochte ich mich an den Originalpräparaten Goldschmidts nicht davon zu überzeugen, daß das Dotterzellenpaar, welches jedem Ei beigegeben wird, dasselbe »umwächst«. Meiner Meinung nach legen sich die Dotterzellen an die Eizelle an, geben an diese letztere — wie bei *T. serrata* — ihren körnigen Dotter ab, und bleiben an der Eizelle so eng angeschmiegt liegen, daß sie eine, ich möchte sagen, extrem kalottenförmige Gestalt annehmen, und so den Umwachsungsprozeß vortäuschen. Warum die Dotterzelle dem Ei von *T. serrata* nur locker anliegt, bei *Zoogonus* hingegen so dicht angepreßt wird, vermag ich begreiflicherweise nicht zu sagen, es könnten dafür stärkere Affinitäten chemotaktischer Natur, oder auch vielleicht nur der mechanische Druck einer sehr eng umschließenden Schale verantwortlich gemacht werden. Zudem erscheinen die dem Ei anliegenden Dotterzellen oftmals in sehr plasmaarmem Zustand, mitunter hat man den Eindruck, daß die Kerne der Dotterzellen allein erhalten bleiben. — Wie dem auch sei, nach den mir vorliegenden Präparaten komme ich zu der Schlußfolgerung, daß die zwei Dotterzellen die Eizelle nicht umwachsen.

---

[1] Auch nach Looss und Odhner fehlt die Eischale am *Zoogonus*-Ei (23, p. 441; 27, p. 64).

---

[1] Vgl. Loos (23, S. 441) und Odhner (27, S. 61, 63). Odhner nimmt dieses negative Merkmal des Dotterstocks in die Diagnose der Subfamilie Zoogoninae auf.



Textfig. 3.
Dotterzellen aus dem Dotterstock von *Zoogonus mirus* Lss. *Dtt*, Dotterkörner; *Nucl*, Nucleus. Vergr. 1350.

Falls meine Beobachtung und Auffassung in bezug auf das Verhalten der Dotterzellen im Ei von *Zoogonus mirus* durch weitere Untersuchung ihre Bestätigung finden sollte — der wirkliche Sachverhalt ist keineswegs leicht zu entziffern —, dann würde die Frage nach der Homologie der Embryonalhüllen bei *Zoogonus* und *T. serrata* in einem wesentlich andern Lichte, als nach GOLDSCHMIDTS Darstellung erscheinen. Die Embryonalhülle des *Zoogonus*-Eies wäre dann alleiniges Produkt der einen Furchungszelle, die sich nach GOLDSCHMIDT in der Folge in zwei Zellen teilt, die zwei Dotterzellen hingegen, vielfach wohl nur ihre überlebenden Kerne, würden nur wie bei *T. serrata* gleichsam passiv, weil sie einmal da liegen, in die Bildung der Embryonalhülle einbezogen. Diese letztere, die übrigens bei *Zoogonus* eine schwache Entwicklung aufweist, wäre alsdann ein vollständiges Homologon der »couche albuminogène« der *T. serrata* sowie der Hüllmembran der Bothriocephalen, und der von SCHAUINSLAND vertretene Standpunkt in bezug auf Homologisierung der Embryonalhüllen bei Trematoden und Cestoden würde eine neue Stütze erfahren. — Die äußere Hülle von *T. serrata* baut sich freilich aus drei Zellen auf, indes erinnere ich daran, daß bei *T. porosa* nach ED. VAN BENEDEN die äußere Hülle (»couche albuminogène«) sich bloß aus zwei Zellen konstituiert. Daß der Eizelle von *Zoogonus* zwei Dotterzellen beigegeben werden, bei *T. serrata* hingegen nur eine, beeinflußt keineswegs störend die gekennzeichneten Homologieverhältnisse; übrigens stellt das Ei von *Syncoelium ragazzii*, welches nach LOOSS nur mit einer einzigen Dotterzelle ausgestattet wird, ein Mittelglied zwischen *Zoogonus* und *T. serrata* dar.

Sicher ist die statuierte Homologie nicht auf die Rhabdocöliden zu übertragen. Bei *Mesostomum ehrenbergi* erscheint die embryonale Hülle der Sommereier nach BRESSLAUS Untersuchung unzweifelhaft als ein Produkt der Dotterzellen, als ein echter, dem Ei von außen hinzugegebener Follikel.

Literaturverzeichnis.

1. ÉD. VAN BENEDEN, Recherches sur la composition et la signification de l'œuf. Memoire couronné par l'Académie royale de Belgique. Bruxelles 1870.
2. — Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Ténias. Archives de Biologie. T. II. 1881.
3. M. BRAUN, Vermes. Abt. Ia in: BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. IV. Leipzig 1879—1893.
4. — Vermes. Abt. Ib. Cestodes. Ibid. Leipzig 1894—1900.

5. E. Bresslau, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. 1904.

6. C. De Vincentiis, Sui cisticerchi oculari . . . e sulla struttura fine delle uova mature di Tenia saginata. Estratto dalla Rivista Internazionale Anno IV. Napoli. 1887.

7. M. Drago, Azione sperimentale dei succhi digerenti sull' involucro delle ove di alcune Tenie. Atti dell' Academia Gioenia di scienze naturali in Catania. Serie 4a. Vol. XIX.

8. R. Goldschmidt, Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum Rud. Diese Zeitschrift. Bd. LXXII. 1902.

9. — Über Bau und Embryonalentwicklung von Zoogonus mirus Lss. Centralblatt für Bakt.- und Parasitenkunde. Bd. XXXII. 1902.

10. — Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Zoolog. Jahrbücher. Abt. f. Anat. Bd. XXI. 1905.

11. — Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus Lss. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. Bd. XXI. 1905.

12. V. Häcker, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899.

13. L. F. Henneguy, Sur la formation de l'œuf, la maturation et la fécondation de l'oocyte chez le Distomum hepaticum. Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences Paris. T. CXXXIV. 1902.

14. C. v. Janicki, Über zwei neue Arten des Genus Davainea aus celebensischen Säugern. Archives de Parasitologie. T. VI. 1902.

15. — Studien an Säugetiercestoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI. 1906.

16. — Zur Embryonalentwicklung von Taenia serrata Goeze. Zoolog. Anz. Bd. XXX. 1906.

17. L. Kathariner, Über die Entwicklung von Gyrodactylus elegans v. Nordm. Zoolog. Jahrbücher. Supplement VII. 1904.

18. R. Leuckart, Die Blasenbandwürmer und ihre Entwicklung. Gießen 1856.

19. — Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Bd. I. Leipzig und Heidelberg 1863.

20. — Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Zweite Auflage. Bd. I. Leipzig 1879—1886.

21. A. Looss, Über Amphistomum subclavatum Rud. und seine Entwicklung. Festschrift zum 70. Geburtstage Rudolf Leuckarts. Leipzig 1892.

22. — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Trematoden-Fauna Ägyptens. Zoolog. Jahrbücher. Abt. f. Syst. Bd. XII. 1899.

23. — Über einige Distomen der Labriden des Triester Hafens. Centralbl. f. Bakteriol. und Parasitenkunde. I. Abt. Bd. XXIX. 1901.

24. E. Mattiesen, Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocölen. Diese Zeitschr. Bd. LXXVII. 1904.

25. R. Moniez, Sur l'embryogénie des Cestoïdes. Comptes rendus des séances de l'académie des sciences. 1877. (Oct.—Déc.)

26. — Mémoires sur les Cestodes. Travaux de l'Institut Zool. de Lille. T. III. 1881. [Diese Arbeit war mir unzugänglich.]

27. Th. Odhner, Mitteilungen zur Kenntnis der Distomen I. Centralbl. f. Bakter. und Parasitenkunde. Abt. I. Bd. XXXI. 1902.

28. A. Railliet, Traité de zoologie médicale et agricole. Paris 1895.
29. G. Saint-Remy, Le développement embryonnaire dans le genre Anoplocephala. Archives de Parasitologie. T. III. 1900.
30. — Le développement embryonnaire de Taenia serrata Goeze. Ibid. T. IV. 1901.
31. H. Schauinsland, Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. II. 1883.
32. — Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen. Ibid. Bd. XIX. 1886.
33. W. Schubmann, Über die Eibildung und Embryonalentwicklung von Fasciola hepatica L. (Distomum hepaticum Retz.). Zoolog. Jahrbücher. Bd. XXI. 1905.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Abkürzungen:

A, die eine äquale Furchungszelle, später eine der Macromeren, auf weiteren Stadien eine der drei Zellen, bzw. Kerne, welche die äußere Hülle (»couche albuminogène«) aufbauen;
a, eine der differenzierten Micromeren, welche die innere Hülle (»couche chitinogène«) aufbauen;
B, die andre äquale Furchungszelle, auf späteren Stadien wie *A*;
b, wie *a*;
C, eine durch Teilung von *A* oder *B* entstandene Macromere; im weiteren Verhalten wie *A* und *B*;
c, wie *a* und *b*;
Dtt, Dottersubstanz;
»*Dttk*«, »Dotterkern« der Autoren;
Dttz, Dotterzelle;
d, wie *a*, *b* und *c*;
Eiz, Eizelle;
Kopk, Copulationskern;
Prncl ♂, ♀, männlicher bzw. weiblicher Pronucleus;
Rk, Richtungskörperchen;
♂, Spermatozoon, bzw. Spermakern;
♀, Eikern;
1, 2, 3, 4, . . . , Micromeren.

Tafel XXXIV und XXXV.

Die Abbildungen sind mit Hilfe des Abbe'schen Zeichenapparates auf der Höhe des Objekttisches bei Zeiss Immers. Apochr. 2,0 mm. Apert. 1,30, Komp.-Oc. 12 bzw. 18 entworfen, und bei der Reproduktion auf $^3/_4$ bzw. $^1/_2$ verkleinert worden.

Fig. 1*a*, *b*. Ausgewachsene Oocyten des Keimstocks. × 1350.

Fig. 2. Reife Dotterzelle aus dem Dotterstock. × 1350.

Fig. 3 *a*, *b*. Oviducteier. × 1350.

Fig. 4*a*, *b*. Junge Uterineier mit abnormem Verhalten der Dotterzelle. × 1350.

Fig. 5 *a*—*d*. Junge Uterineier. Auflösung des Eikerns als Vorbereitung zur I. Reifungsteilung. × 1350.

Fig. 6 *a*—*c*. Junge Uterineier. I. Reifungsteilung. × 1350.

Fig. 7 *a—f*. Junge Uterineier. II. Reifungsteilung. × 1350.

Fig. 8 *a—h*. Junge Uterineier. Ausbildung des ♂ und ♀ Pronucleus. × 1350.

Fig. 9 *a*, *b*. Junge Uterineier mit Copulationskern. × 1350.

Fig. 10 *a—d*. Verlauf der ersten Furchung. × 1350.

Fig. 11. Zweizellenstadium. × 1350.

Fig. 12. Teilung der zwei ersten Blastomeren. × 1350.

Fig. 13. Vierzellenstadium. × 1350.

Fig. 14. Teilung der zwei Macromeren. × 1350.

Fig. 15 u. 16. Sechszellenstadium. × 1350.

Fig. 17. Siebenzellenstadium. × 1350.

Fig. 18. Bildung der dritten Macromere. × 1350.

Fig. 19. Dreizehnzellenstadium. × 1350.

Fig. 20. Beginn der Bildung der äußeren Hülle. Differenzierung der Micromeren. × 1350.

Fig. 21. Embryo mit äußeren und inneren plasmatischen Hüllen. (Die sechs Häkchen der Oncosphaera sind in den Fig. 21—26 nicht eingezeichnet.) × 1350.

Fig. 22 u. 23. Dasselbe, Verdichtung der inneren Hülle. × 1350.

Fig. 24. Dasselbe, Beginn der Chitinschalenbildung. × 1350.

Fig. 25. Dasselbe, Fortgang der Chitinschalenbildung. × 1350.

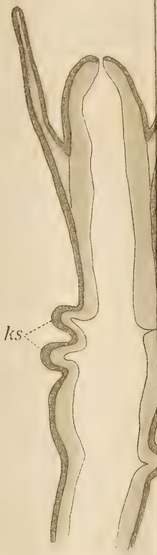
Fig. 26. Reifes Ei mit fertiger Eischale. × 1350.

Fig. 27 *a*. Skulptur der Eischale in der Aufsicht. × 2025.

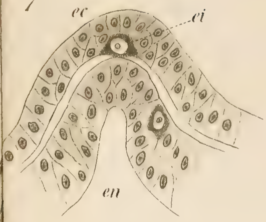
Fig. 27 *b*. Die losgelösten prismatischen Elemente der Eischale. × 2025.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

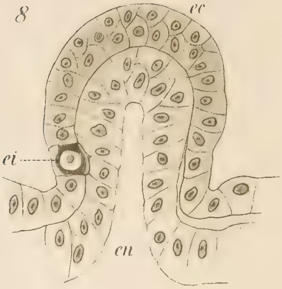
1



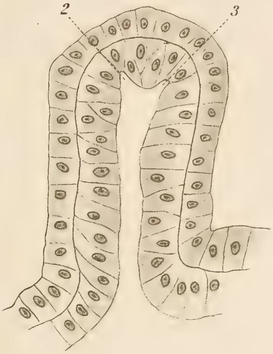
7



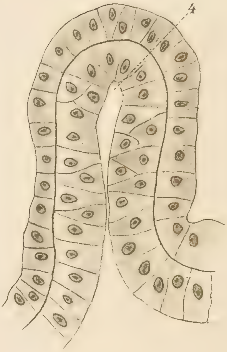
8



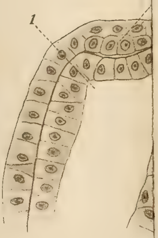
11



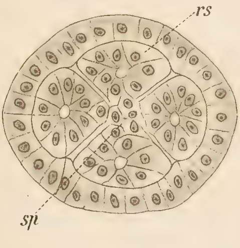
12



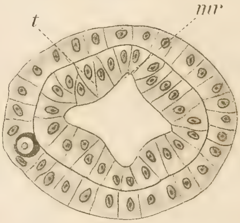
16



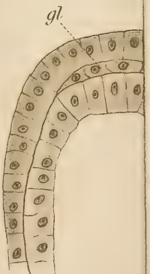
21



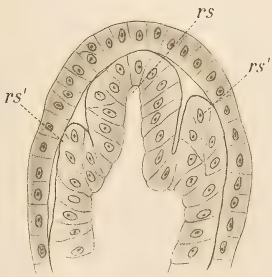
22



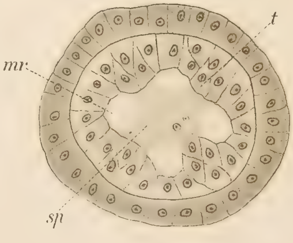
18



25

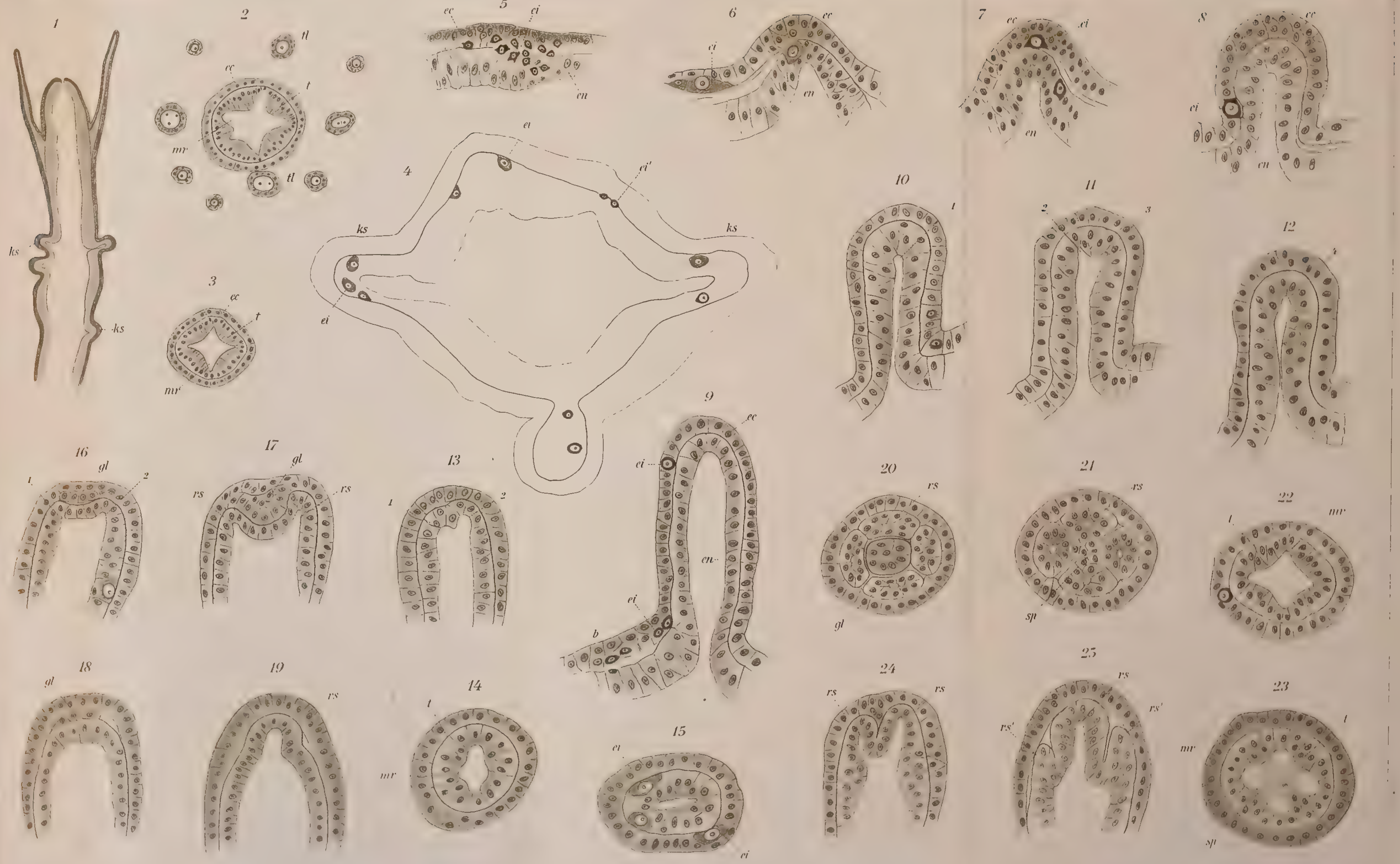


23



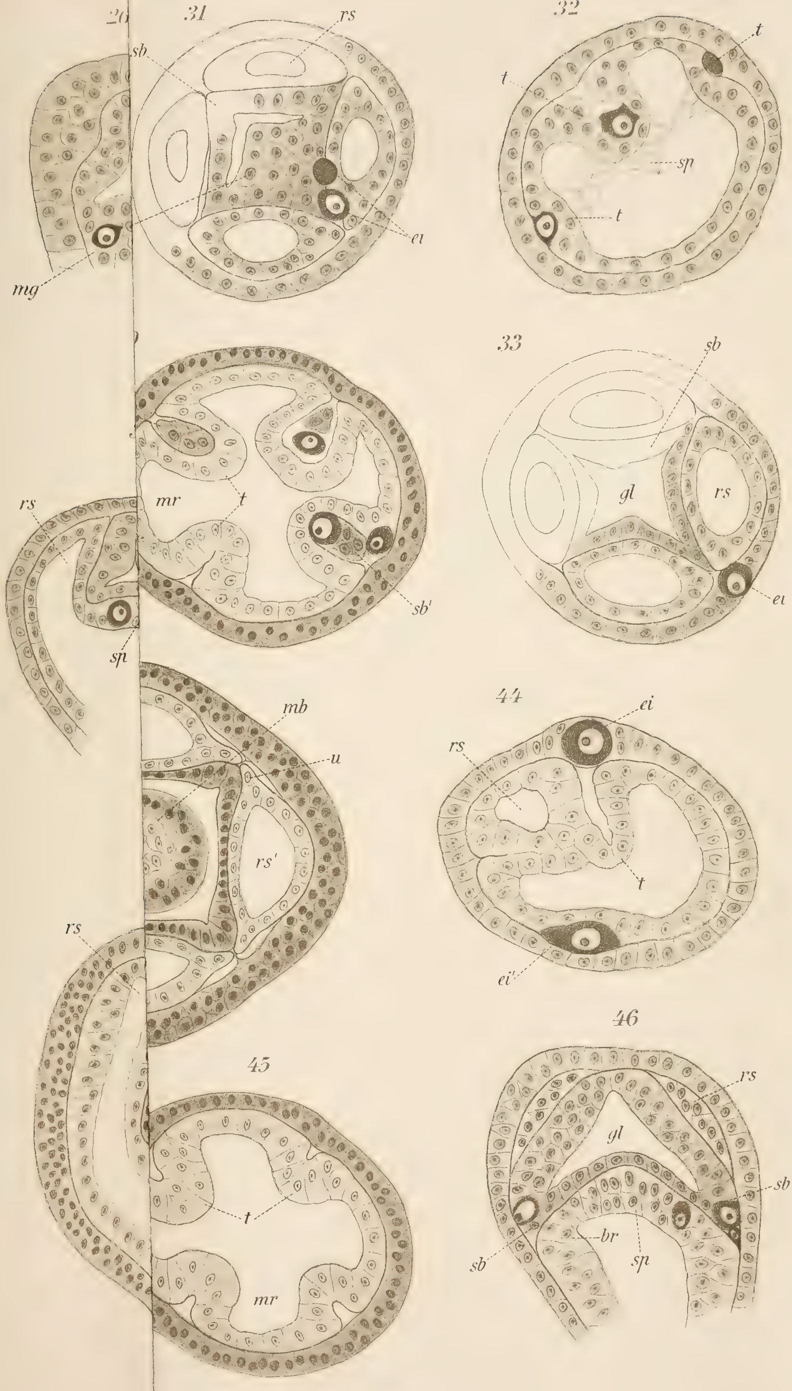
A. Goette del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M


1
ks
ks
2
tl
ec
t
mr
tl
3
ec
t
mr
4
ei
ei'
ks
ks
ei
5
ec
ei
en
6
ec
ei
en
7
ec
ei
en
8
ec
ei
en
9
ec
ei
en
ei
b
10
1
11
2
3
12
1
13
1
2
14
t
mr
15
ei
ei
16
gl
1
2
17
gl
rs
rs
18
gl
19
rs
20
rs
gl
21
rs
sp
22
1
mr
23
t
mr
sp
24
rs
rs
25
rs
rs'
rs'

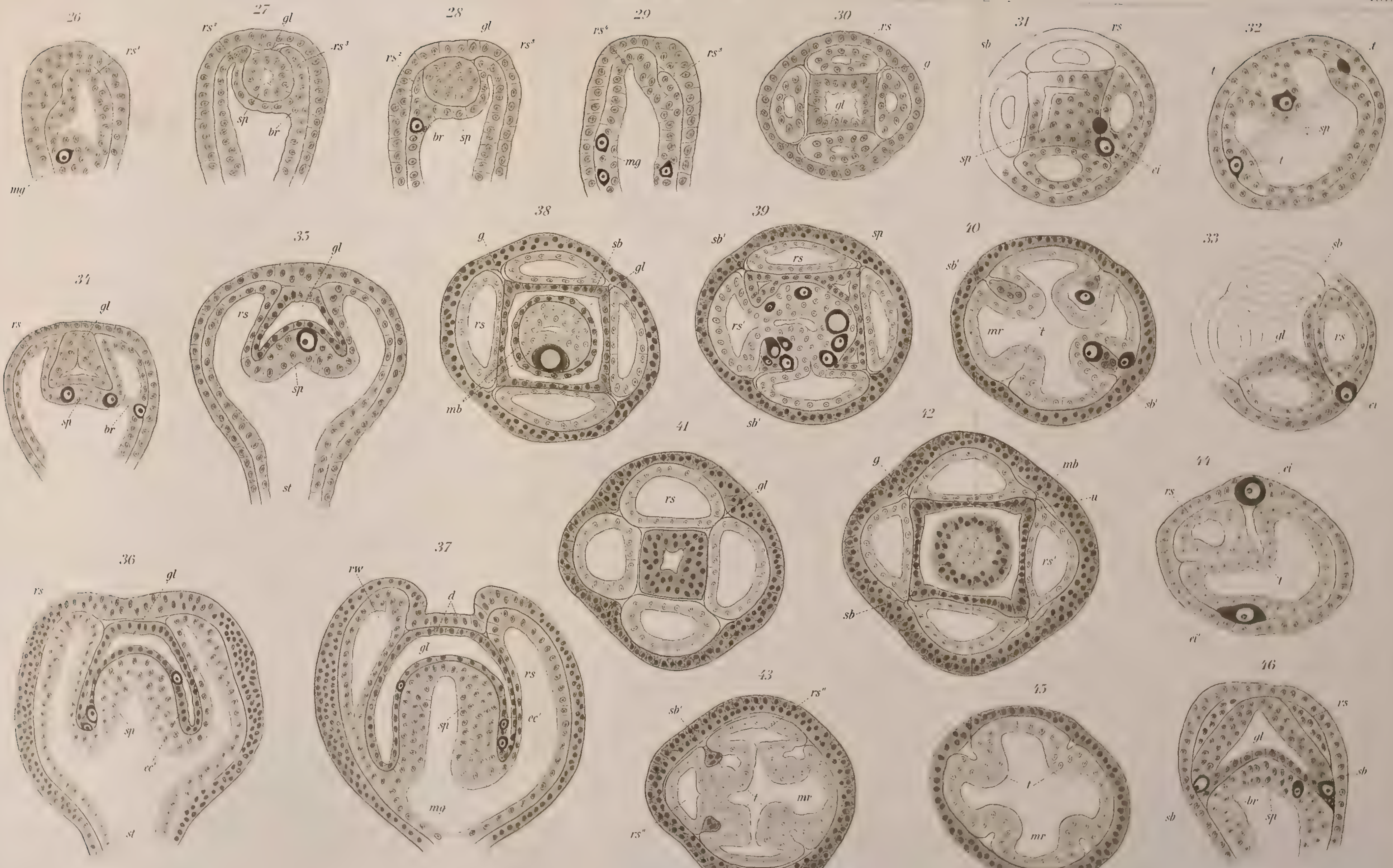
Verlag von Wilhelm [illegible]

Podocoryne carnea


26
31
32
33
44
45
46
rs
sb
t
sp
ei
mg
mr
sb'
gl
mb
u
rs'
ei'
br

A. Goette del.

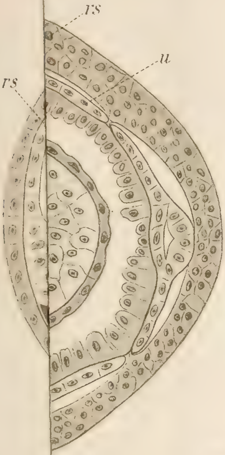
Lith. Anst. v Werner [illegible]


26
rs¹
mg
27
rs²
gl
rs³
sp
br
28
rs²
gl
rs³
br
sp
29
rs⁴
rs³
mg
30
rs
g
gl
31
sb
rs
sp
ci
32
t
sp
33
sb
gl
rs
ci
34
rs
gl
sp
br
35
gl
rs
sp
st
36
rs
gl
sp
ec'
st
37
rw
d
gl
rs
sp
ec'
mg
38
g
sb
gl
rs
mb
39
sb'
sp
rs
rs'
sb'
40
sb'
mr
t
sb'
41
rs
gl
42
g
mb
u
rs'
sb
43
sb'
rs''
t
mr
rs''
44
rs
ci
t
ci''
45
t
mr
46
rs
gl
sb
br
sp
sb

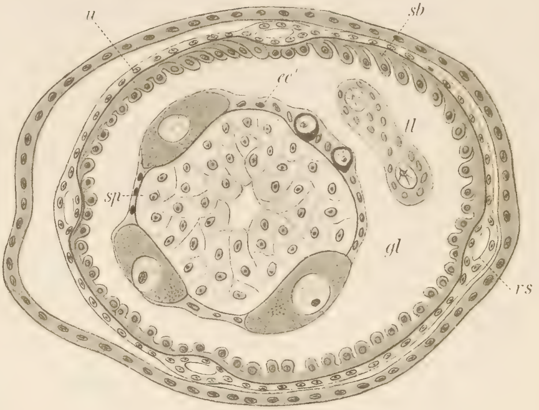
…mann Leipzig

Lith Anst v Werner & Winter, Frankfurt aM.

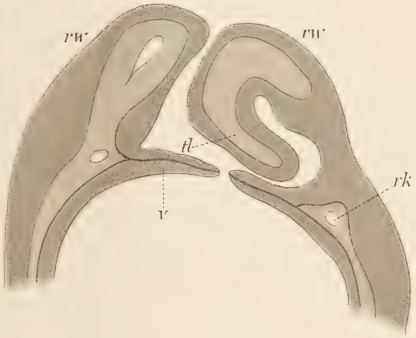
Podocoryne carnea.



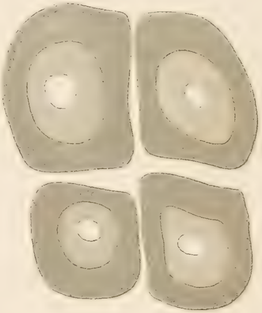
52

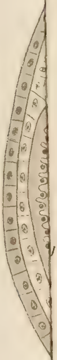

u
sb
cc'
tl
sp
gl
rs

55

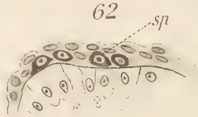


56

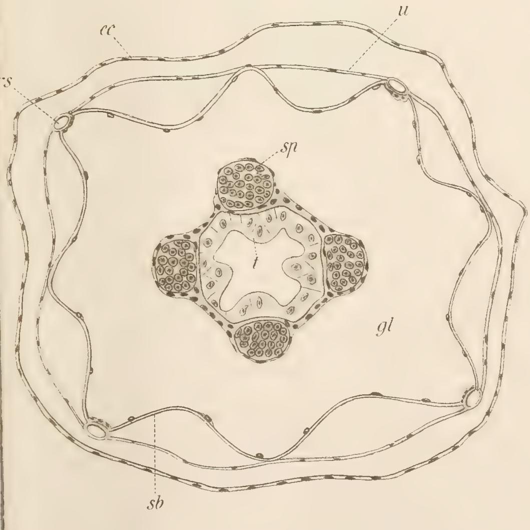




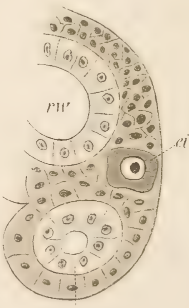
62



63


cc
u
rs
sp
t
gl
sb

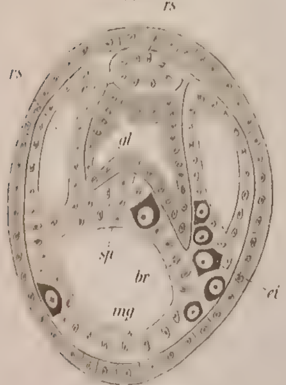
57



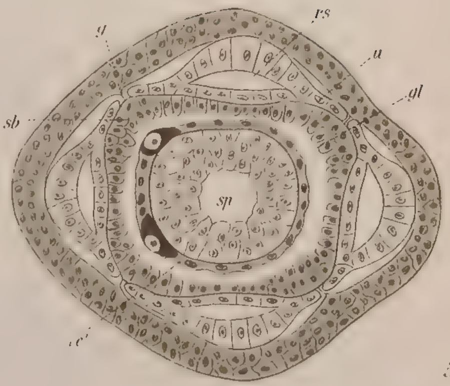
A.Goette d

Lith.Anst.v.Werner & Winter, Frankfurt a/M.

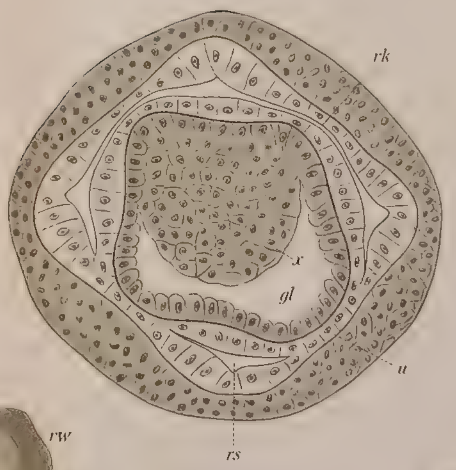
47


rs
rs
gl
sp
br
mg
ei

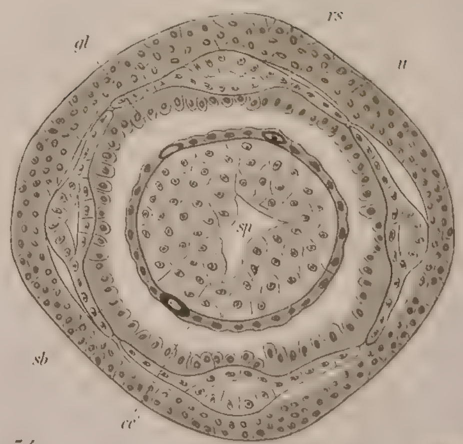
48


g
rs
u
gl
sb
sp
cc'

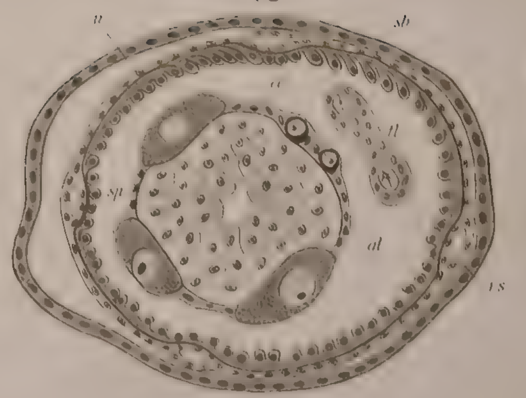
50



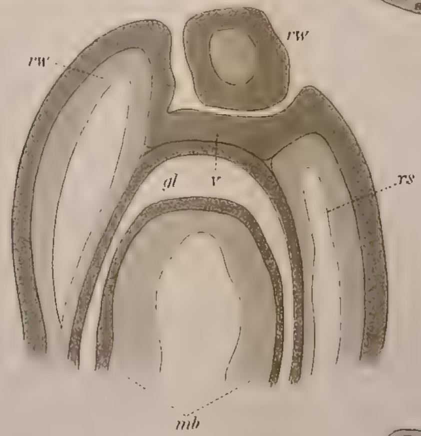
51


gl
rs
u
sp
sb
cc'

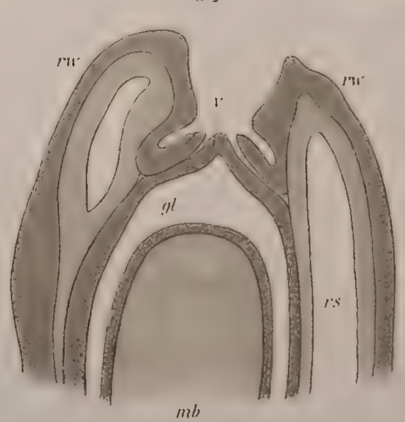
52


u
sb
cc
tl
sp
al
rs

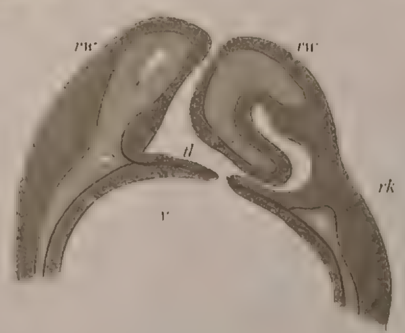
53


rw
rw
gl
v
rs
mb

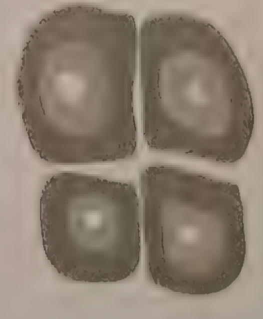
54


rw
rw
v
gl
rs
mb

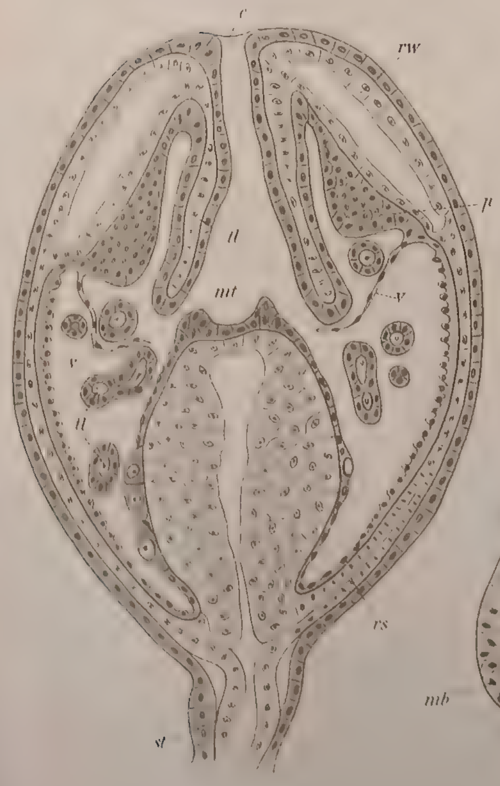
55



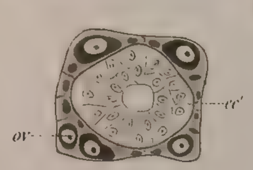
56



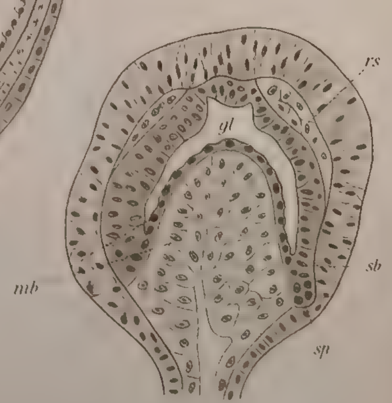
38


c
rw
p
tl
x
mt
v
tl
rs
st

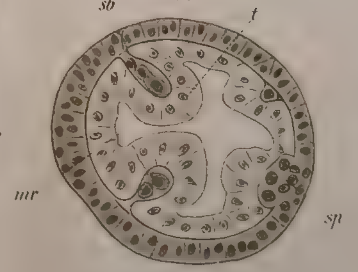
49



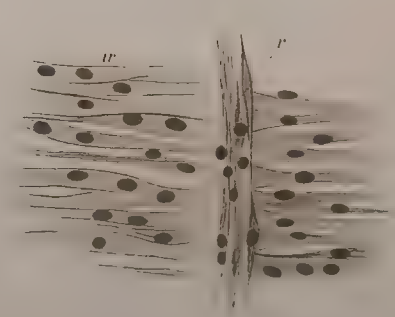
61


rs
gl
mb
sb
sp

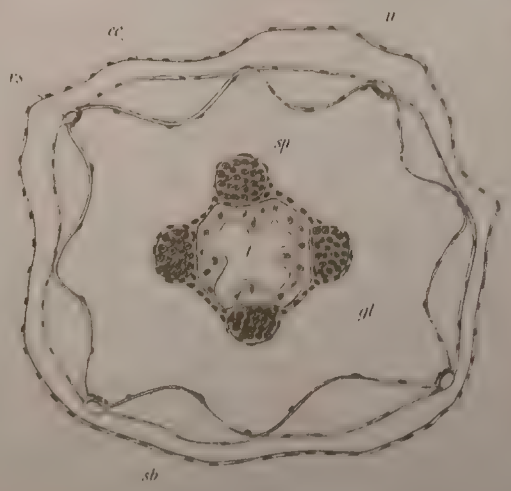
60



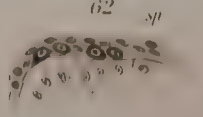
59



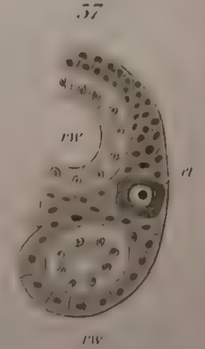
63


cc
u
rs
sp
t
gl
sb

62

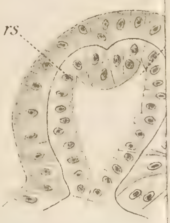


57

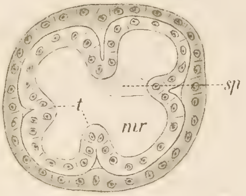


Podocoryne carnea

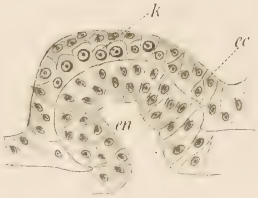
64



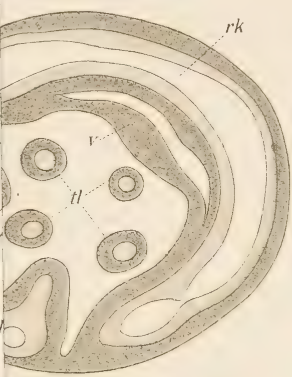
80

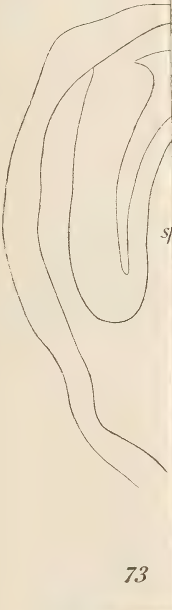


85

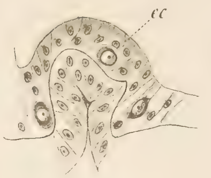


82

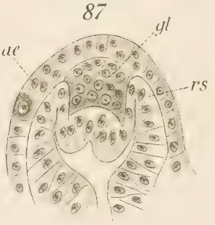




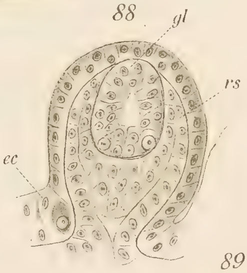
86



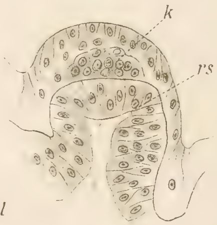
87



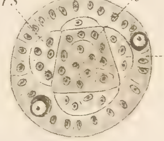
88



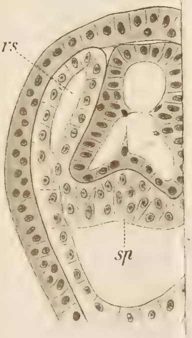
92



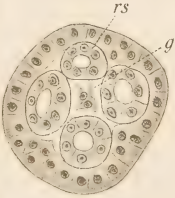
89



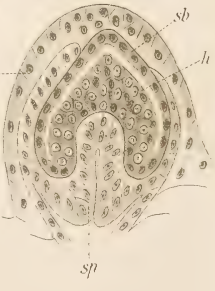
73



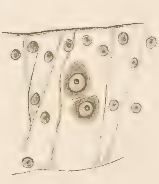
90



93

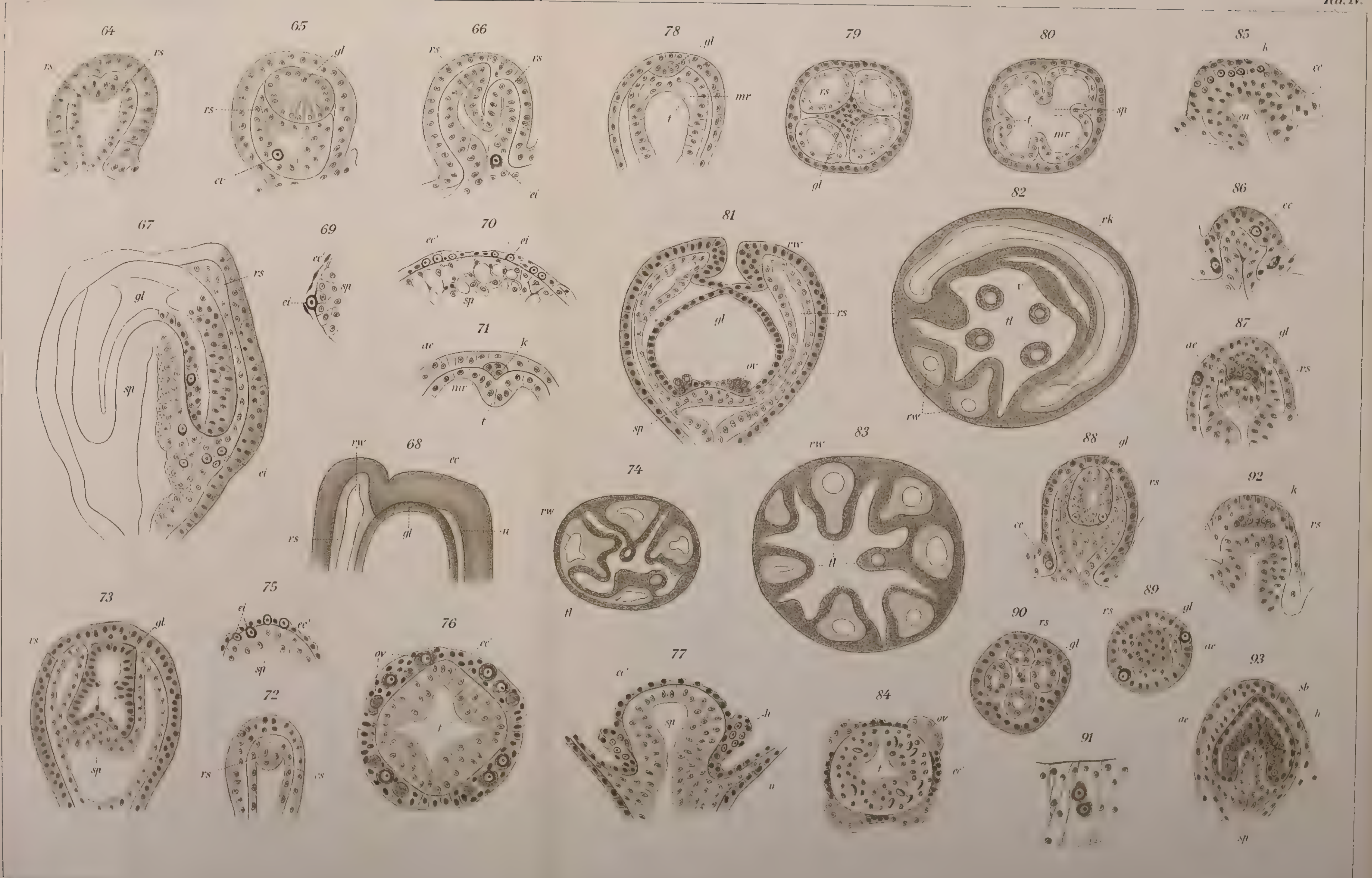


91



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

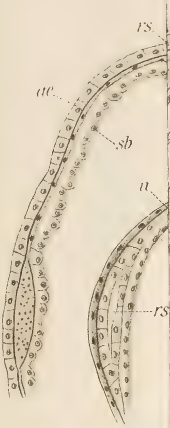
ria cavolinii Figg. 85-93.


64
rs
rs
65
gl
rs
ec
66
rs
rs
ei
78
gl
mr
t
79
rs
gl
80
t
sp
mr
85
k
ec
en
67
gl
rs
sp
ei
69
ec'
sp
ei
70
ec'
ei
sp
71
ae
k
mr
t
81
rw
gl
rs
ov
sp
82
rk
v
tl
rw
86
ec
87
ae
gl
rs
68
rw
ec
rs
gl
u
74
rw
tl
83
rw
tl
88
gl
rs
ec
92
k
rs
73
rs
gl
sp
75
ei
ec'
sp
72
rs
rs
76
ov
ec'
t
77
ec'
sp
h
u
84
ov
t
ec'
90
rs
gl
89
rs
gl
ae
91
93
sb
ae
h
sp

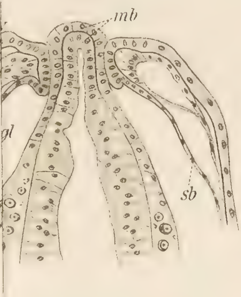
Verlag v. Wilhelm Engelmann Leipzig

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

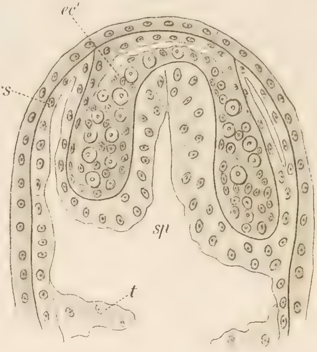
Syncoryne sarsi Figg. 64-71 _ *Bougainvillea fruticosa* Figg. 72-77 _ *Dendroclava dohrni* Figg. 78-84 _ *Pennaria cavolinii* Figg. 85-93.



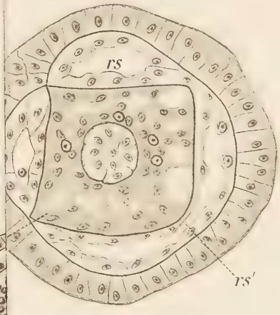
102

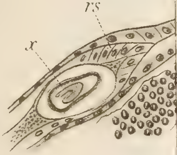


103

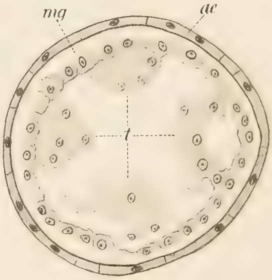


105

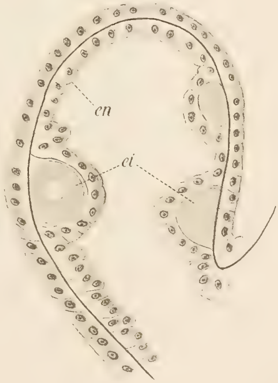




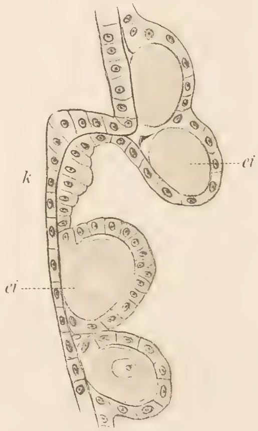
106

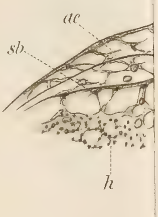


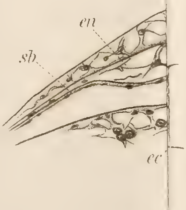
112



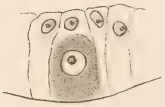
113







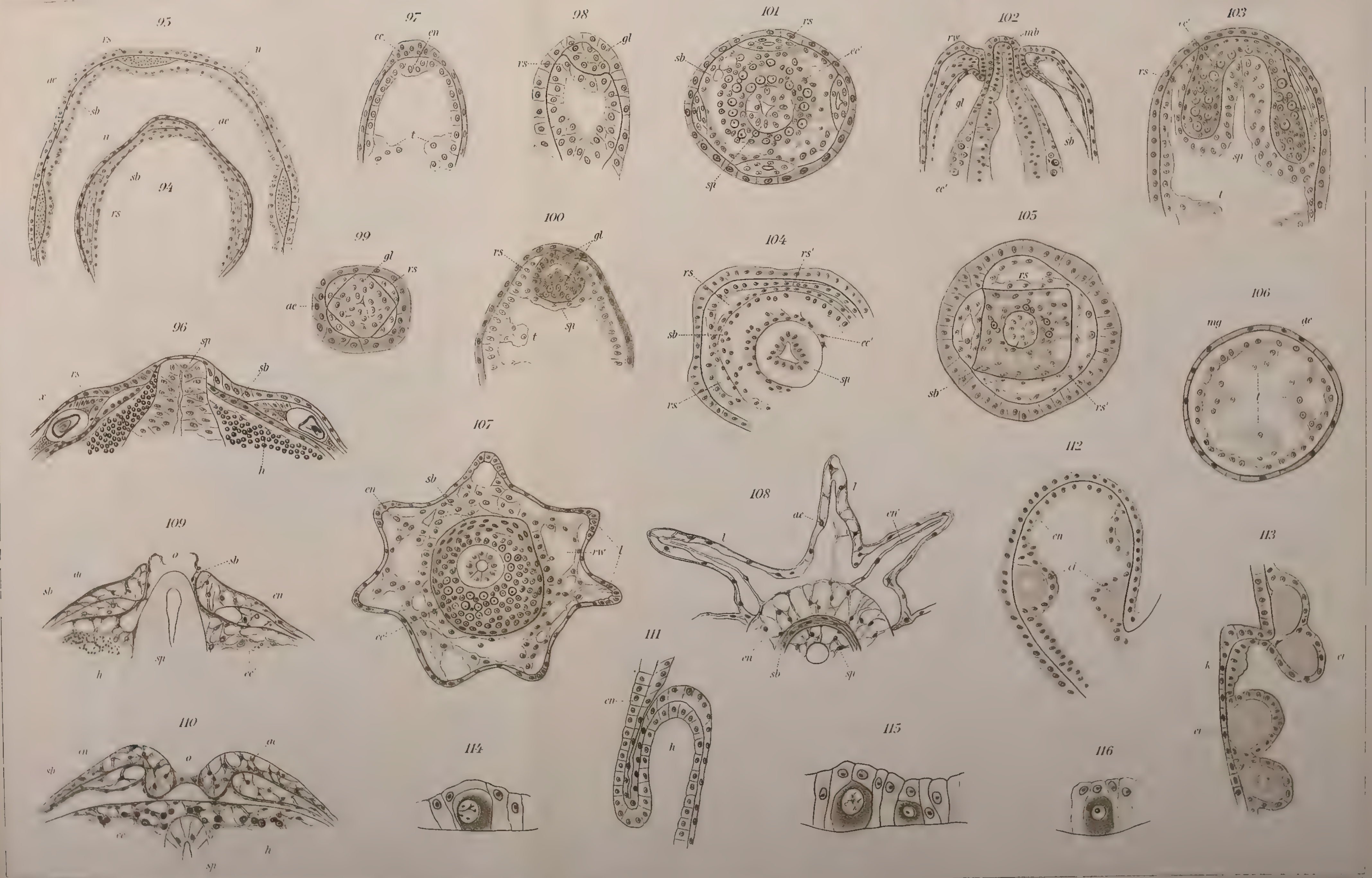
116



A. Goette del.

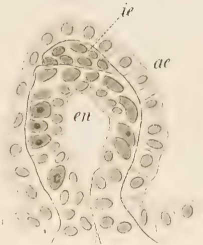
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

siticum Figg. 111-116.

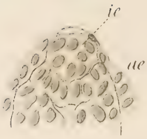

95
rs
n
ae
sb
n
ae
sb
94
rs
97
cc
en
t
98
gl
rs
101
rs
sb
cc'
sp
102
rw
mb
gl
sb
cc'
103
cc'
rs
sp
t
99
gl
rs
ae
100
rs
gl
sp
t
104
rs'
rs
sb
cc'
sp
rs
105
rs
sb
rs'
106
mg
ae
96
sp
rs
sb
x
h
107
sb
en
rw
l
cc'
108
l
ae
en'
l
en
sb
sp
112
en
ci
109
o
sb
ae
sb
en
sp
h
cc'
113
k
ci
ci
110
en
o
ae
sb
cc
h
sp
111
en
h
114
115
116

Pennaria cavolinii Figg. 94–96. Tubularia mesembryanthemum Figg. 97–110. Corydendrum parasiticum Figg. 111–116.

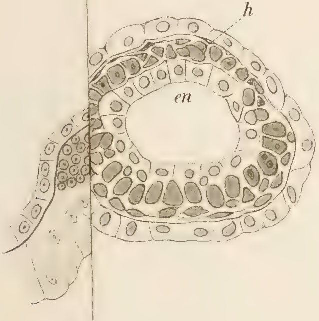
130



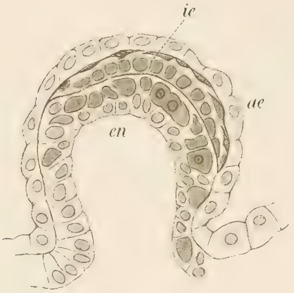
131



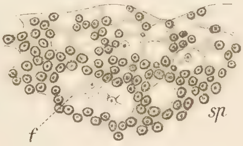
133

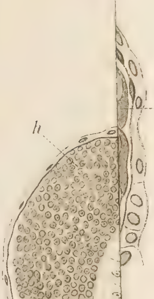


132

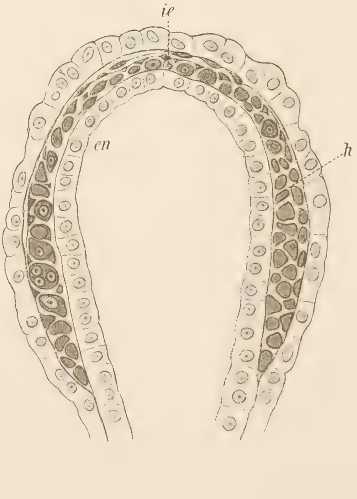


135

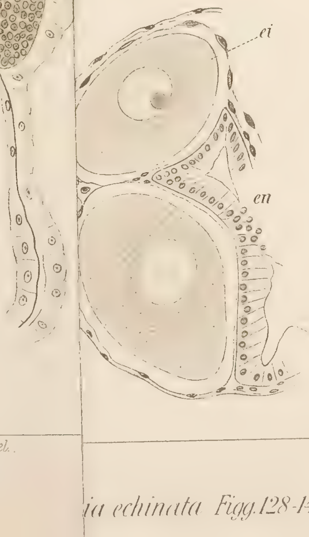




134



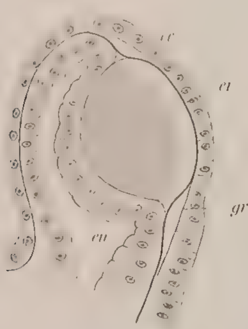
140

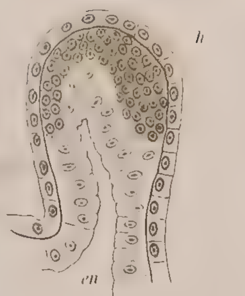


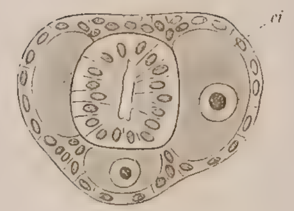
A. Goette del.

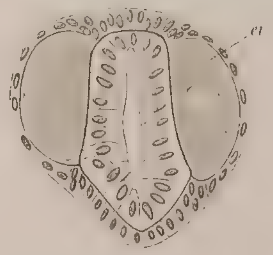
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

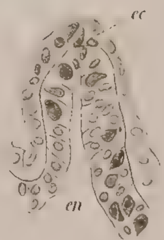
ia echinata Figg. 128-140.

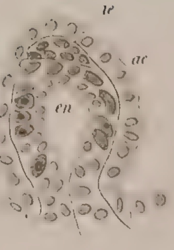
117


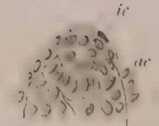
119


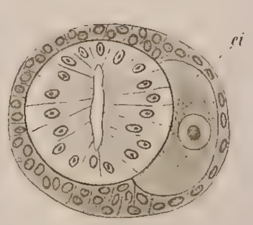
124


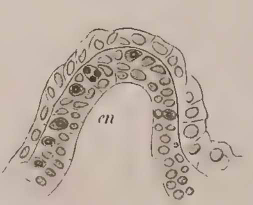
127


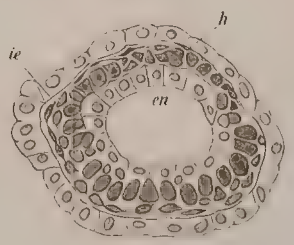
129


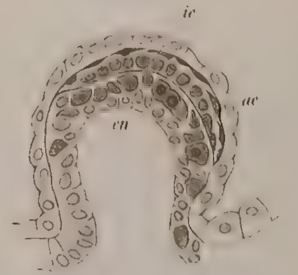
130


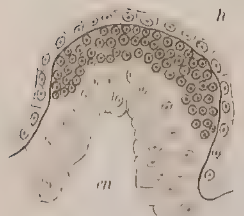
131


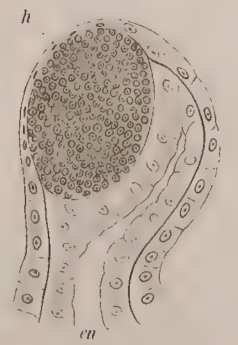
125


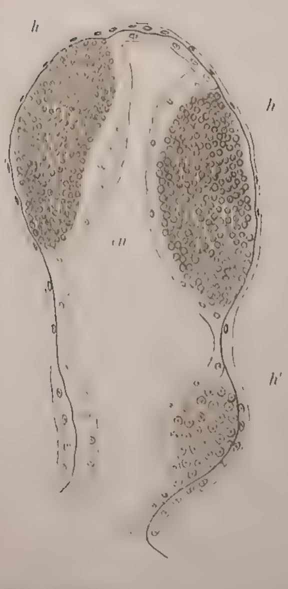
128


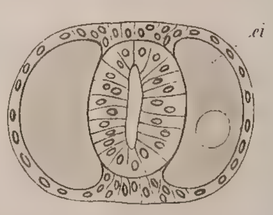
133


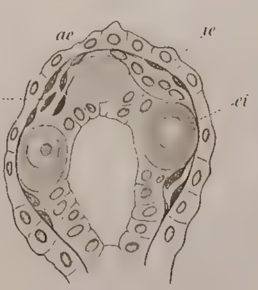
132


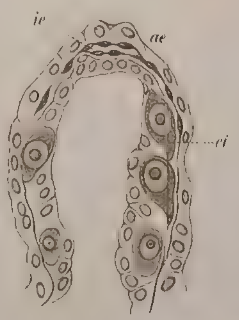
118


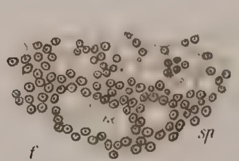
120


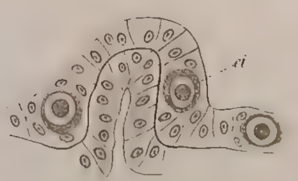
121


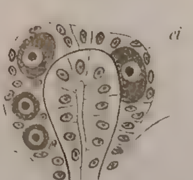
126


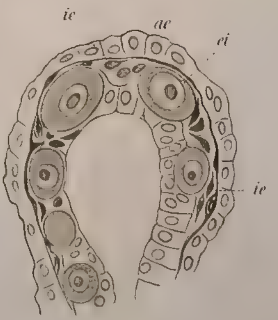
137


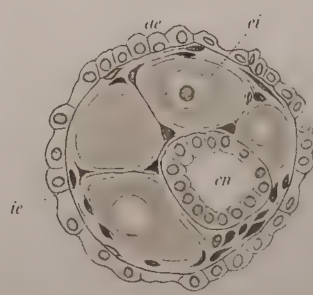
136


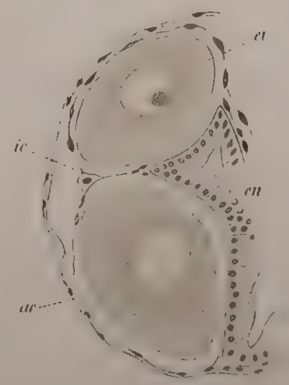
135


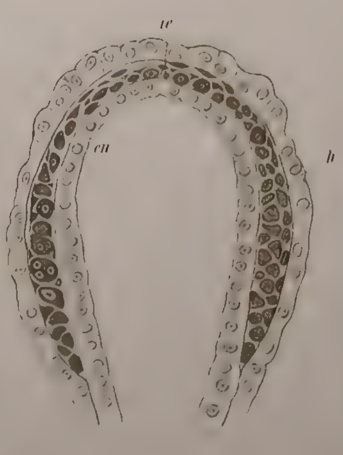
122


123


138


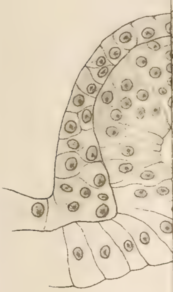
139


140


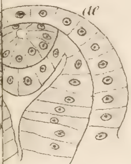
134


Eudendrium rameum Figg. 117–120 E. racemosum Fig. 121 Dicoryne conferta Figg. 122–127 Hydractinia echinata Figg. 128–140

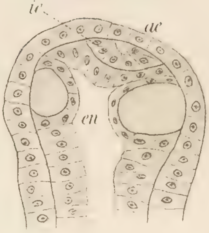
14



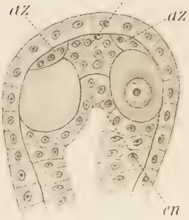
151



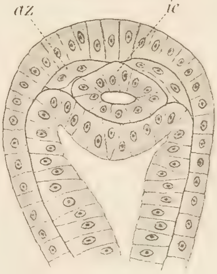
152



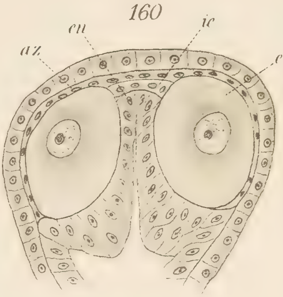
153



158

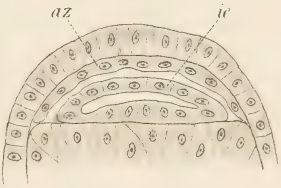


160

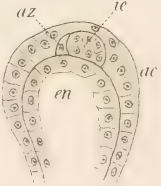


142

159

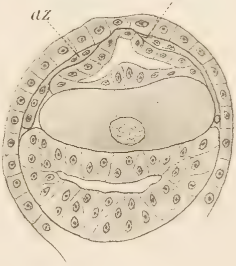


172

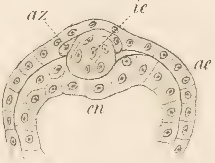


1

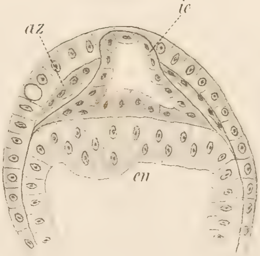
163



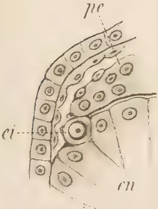
173



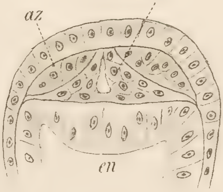
174



1

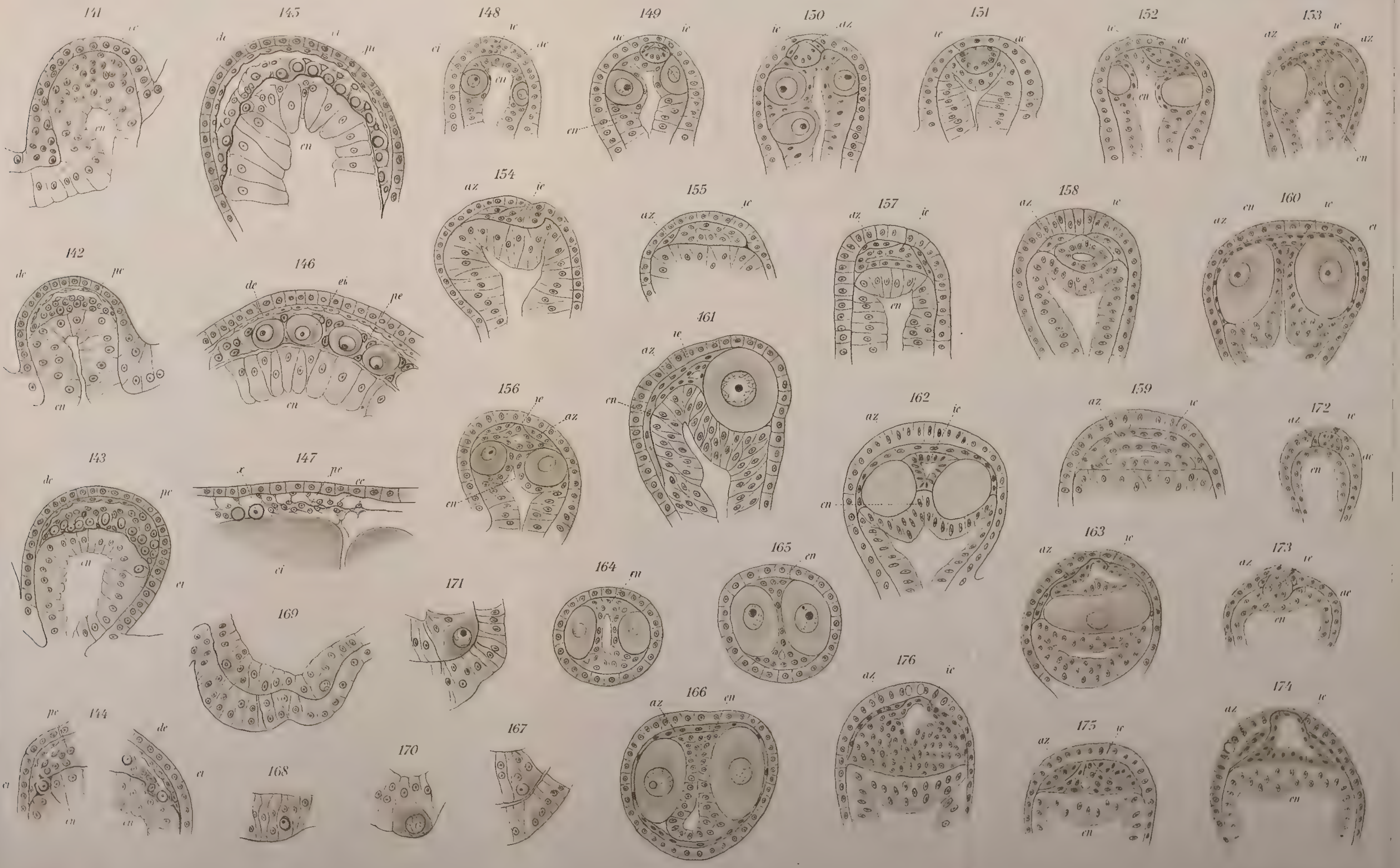


175



A. Goette del.

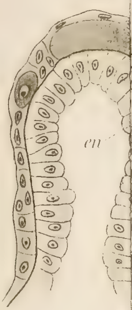
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.


141
ie
en
145
de
ei
pe
en
148
ci
ie
ae
en
149
ae
ie
en
150
ie
az
151
ie
ae
152
ie
ae
en
153
az
ie
az
en
142
de
pe
en
146
de
ei
pe
en
154
az
ie
155
az
ie
157
az
ie
en
158
az
ie
160
az
en
ie
ei
161
ie
az
en
156
ie
az
en
143
de
pe
en
ei
147
x
pe
ec
ei
162
az
ie
en
159
az
ie
172
az
ie
ae
en
163
az
ie
173
az
ie
ae
en
164
en
165
en
171
169
144
pe
de
ei
en
168
170
167
166
az
en
176
az
ie
175
az
ie
en
174
az
ie
en

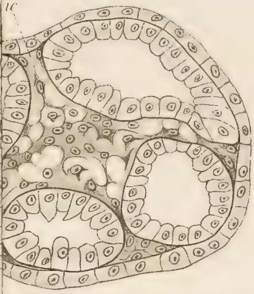
Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig

Coryne pusilla Figg. 141-147. – Clava multicornis Figg. 148-176.

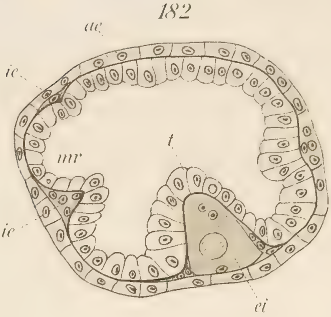
177



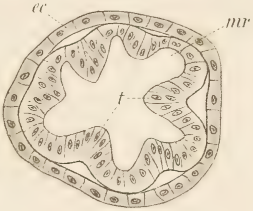
181



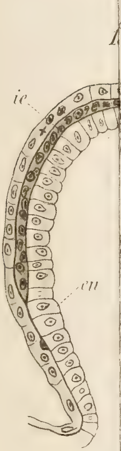
182


ae
ie
mr
t
ie
ei

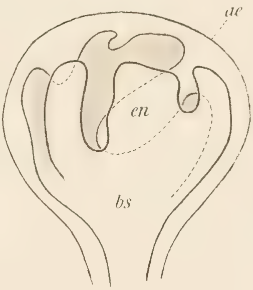
199



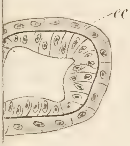
1



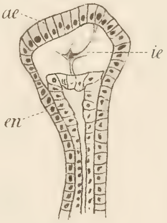
195



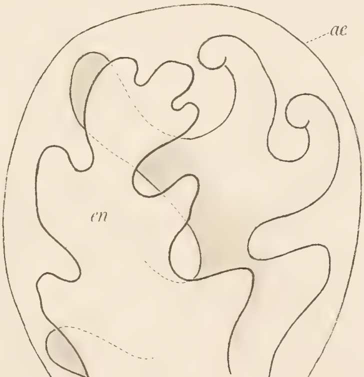
198



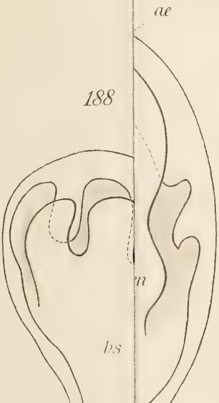
193



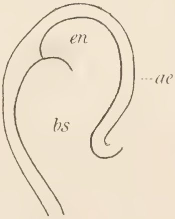
196



188

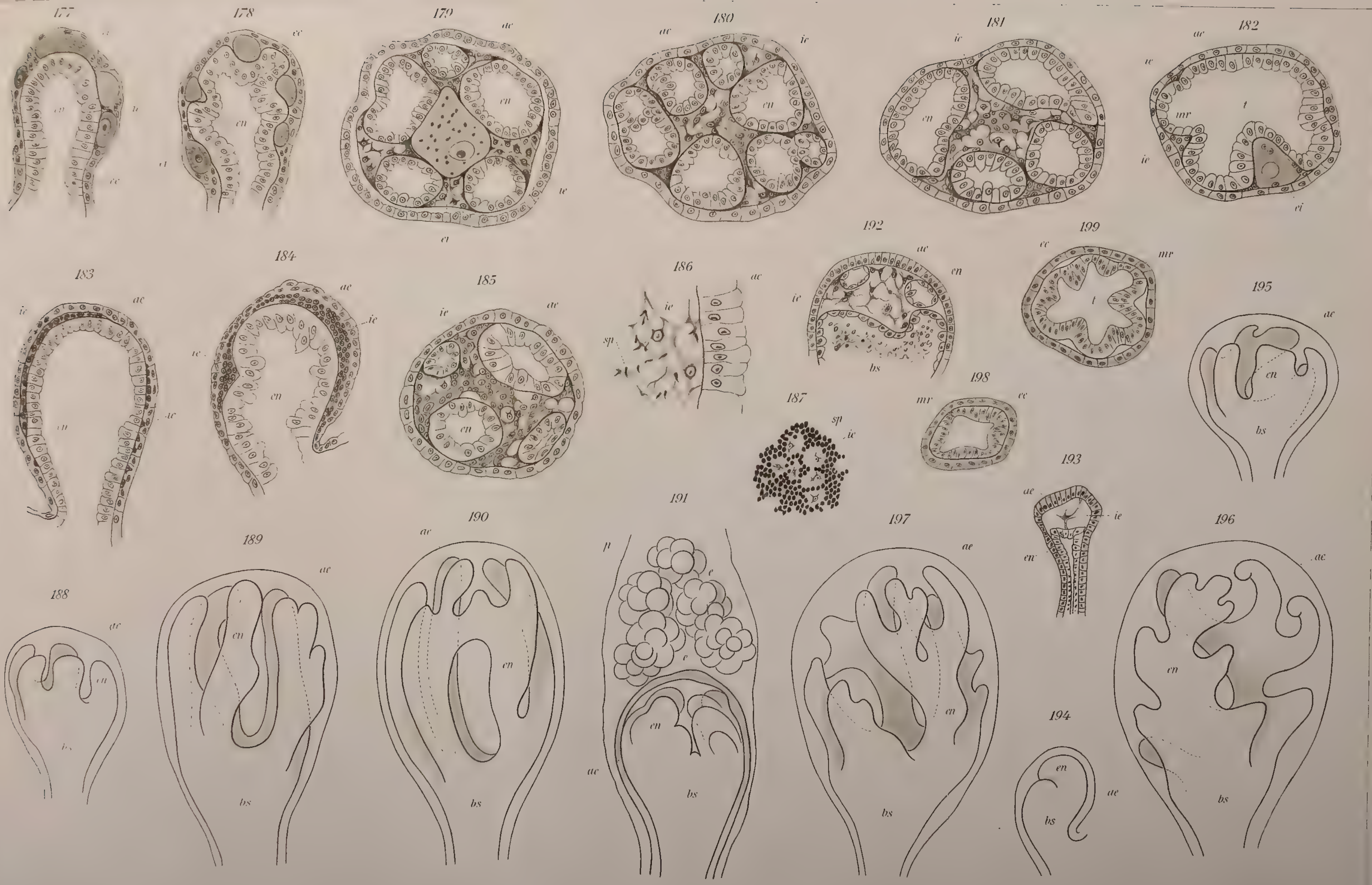


194



A. Goette del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

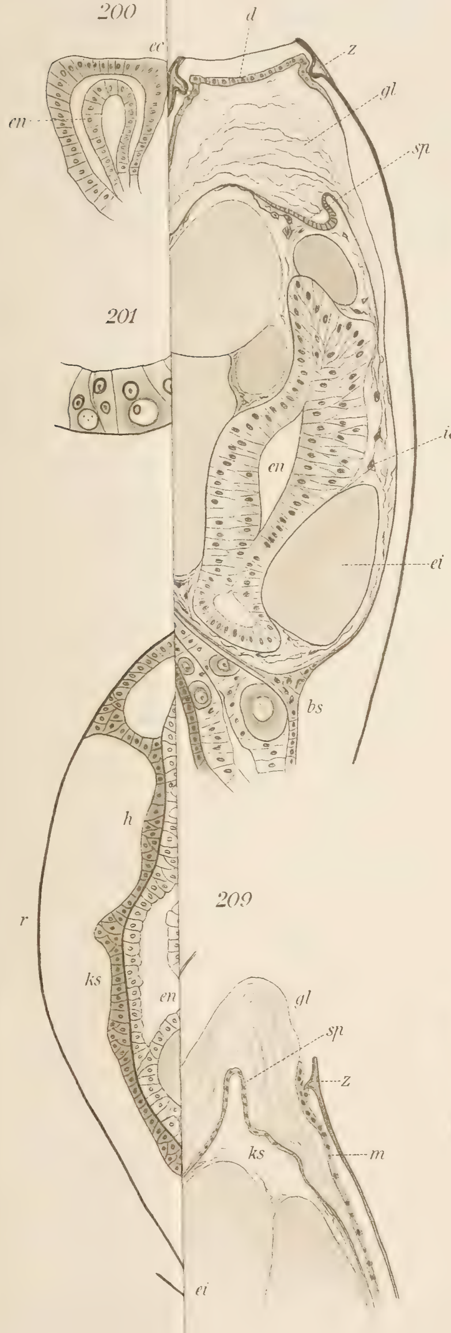

177
178
179
180
181
182
183
184
185
186
187
188
189
190
191
192
193
194
195
196
197
198
199
ac
ie
ec
en
ei
mr
t
sp
bs
p
e

A. Goette del.

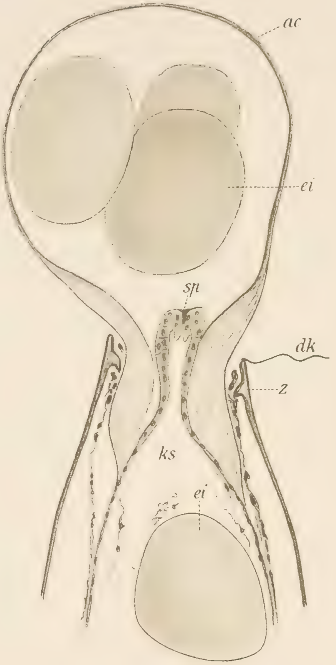
Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

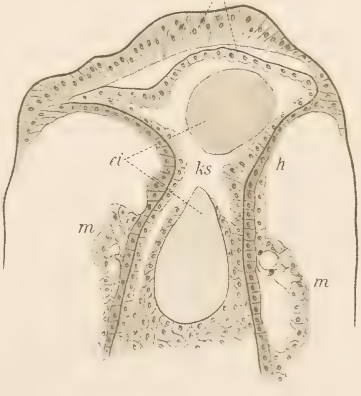
Cordylophora lacustris.


200
ec
en
201
d
z
gl
sp
ie
en
ei
bs
h
r
ks
en
209
gl
sp
z
ks
m
ei

211

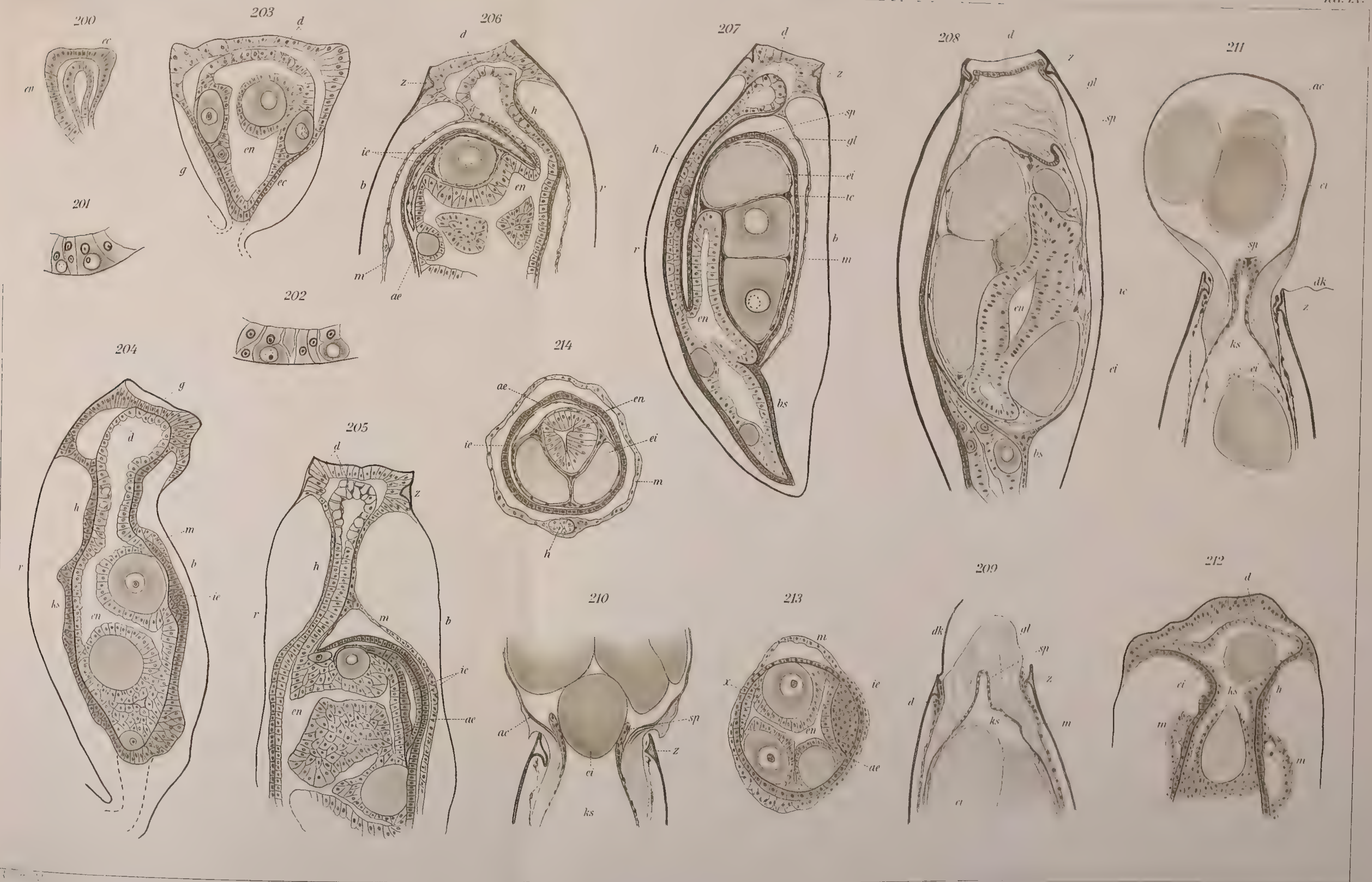

ac
ei
sp
dk
z
ks
ei

212



A. Goette del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.


200
ec
en
201
202
203
d
g
en
ec
204
g
d
h
m
b
ie
r
ks
en
205
d
z
h
r
m
b
ie
ae
en
206
d
z
h
ie
b
en
r
m
ae
207
d
z
sp
gl
h
ei
ie
r
b
m
en
bs
208
d
z
gl
sp
ie
en
ei
bs
209
dk
gl
sp
z
d
ks
m
ei
210
ac
sp
z
ei
ks
211
ac
ei
sp
dk
z
ks
ei
212
d
ei
ks
h
m
m
213
m
x
ie
en
ae
214
ae
en
ie
ei
m
h

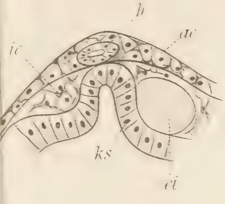
Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

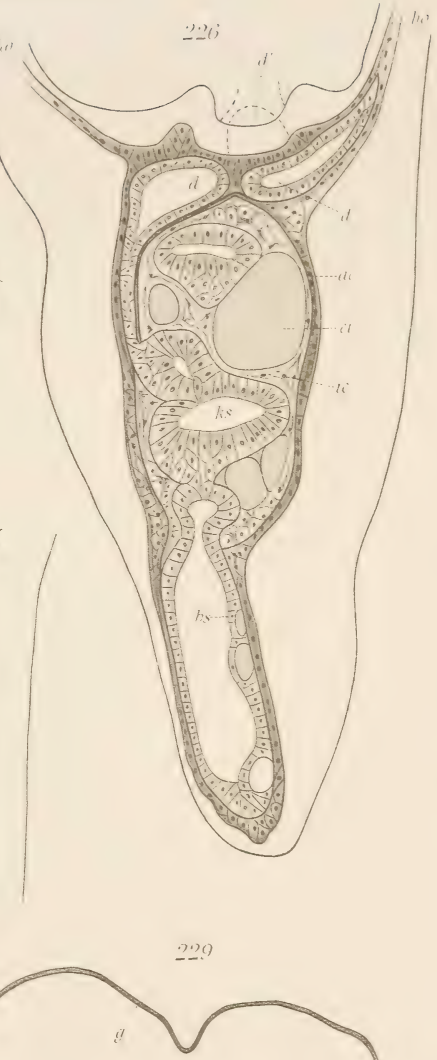
Sertularia argentea.

215

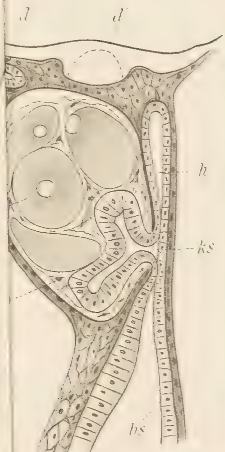
227



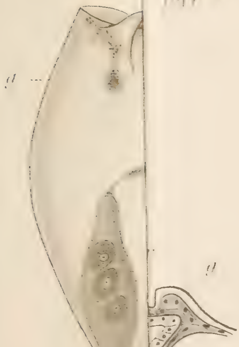
226


ko
bo
d'
d
d
ac
ei
ic
ks
bs

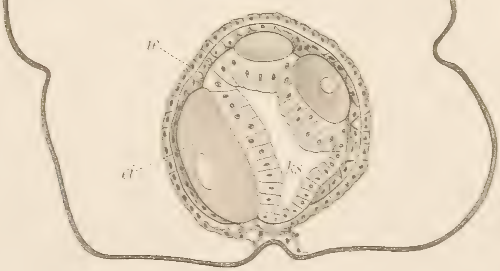
225

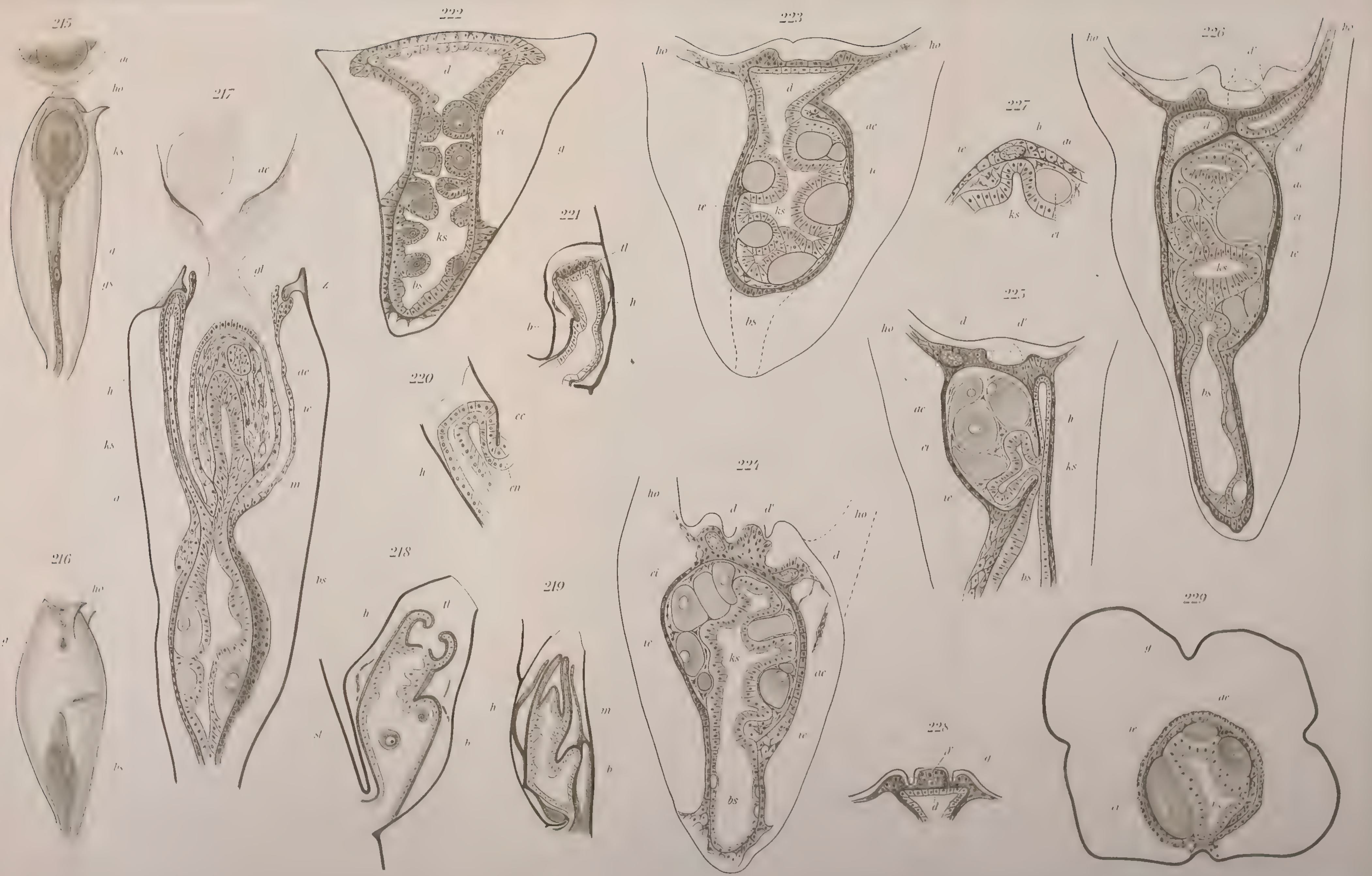


216



229

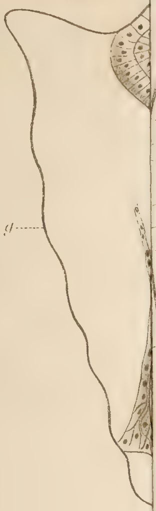


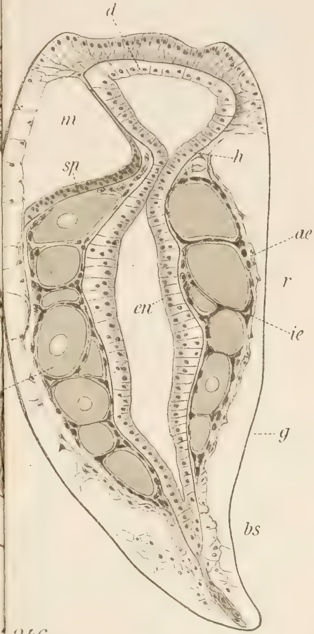

215
ac
ho
ks
d
gs
h
ks
d
216
ho
g
bs
217
ac
gl
z
ac
w
m
bs
218
h
tl
h
st
b
219
h
m
b
220
cc
h
cn
221
tl
h
b
222
d
ct
g
ks
bs
223
ho
ho
d
ac
w
w
ks
bs
224
ho
d
d'
ho
d
ct
w
ks
ac
w
bs
225
ho
d
d'
ac
ct
w
h
ks
bs
226
ho
d'
ho
d
d
ac
ct
w
ks
bs
227
h
w
ac
ks
ct
228
d'
d
d
229
g
ac
w
ct
ks

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

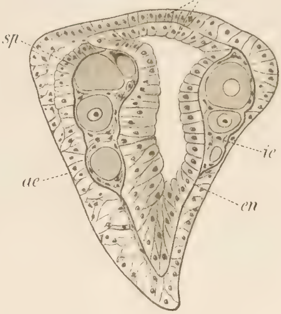
Sertularia argentea Figg. 215–221. — *Diphasia fallax* Figg. 222–229.

230

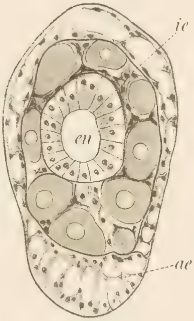



d
m
sp
h
ae
r
en
ie
g
bs

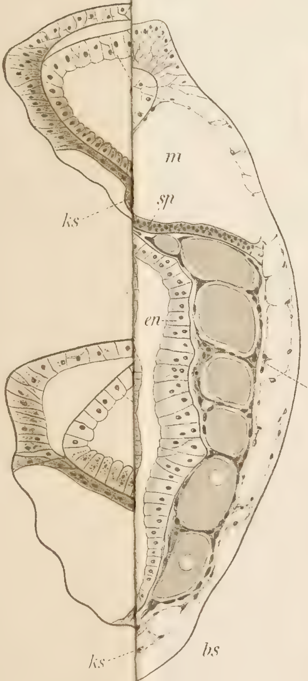
243



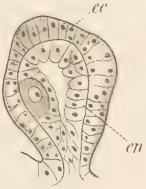
244



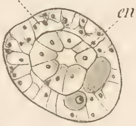
246


m
ks
sp
en
b
ae
bs
ks

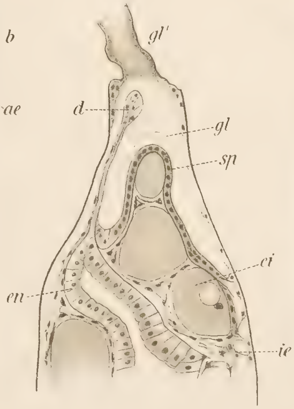
241



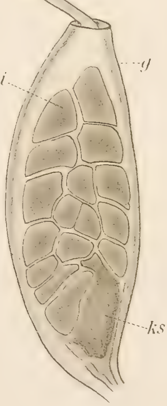
242



247


gl'
d
gl
sp
ei
en
ie

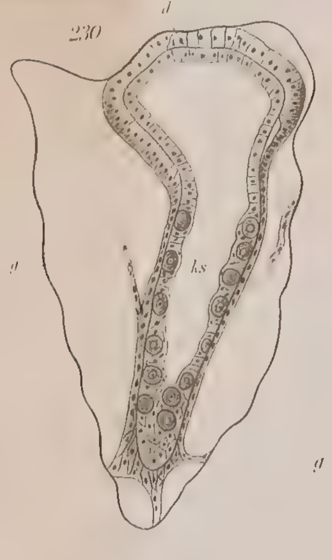
248



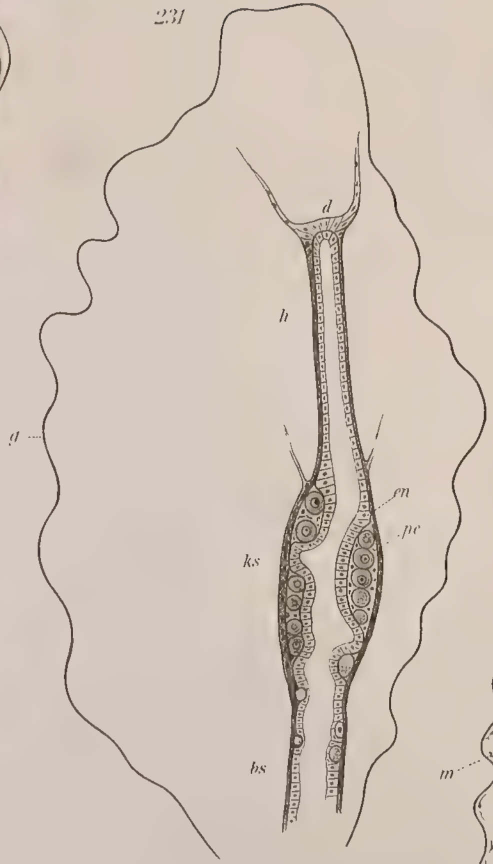
A. Goette del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

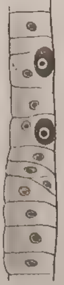
230



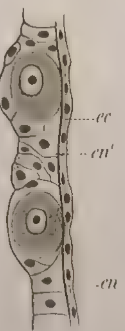
231


g
d
h
en
pe
ks
bs

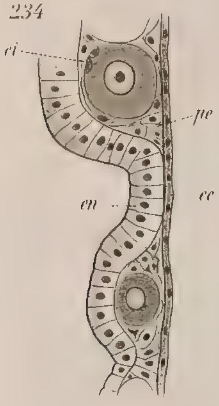
232



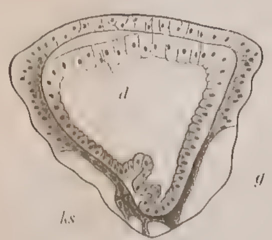
233



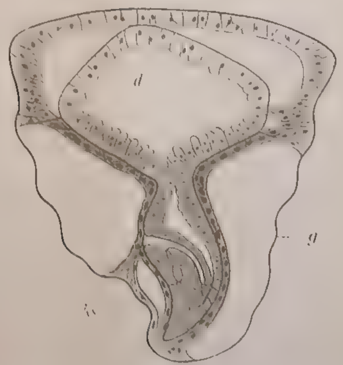
234



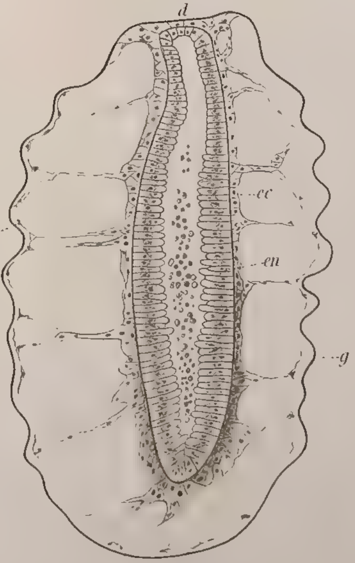
235



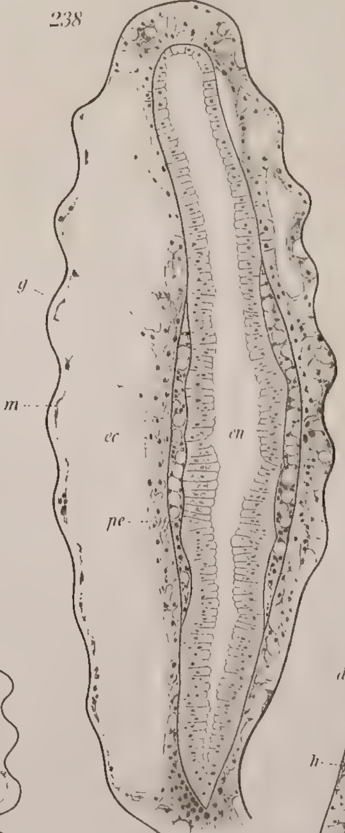
236



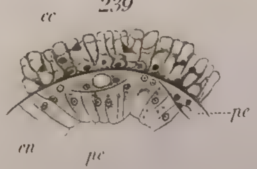
237



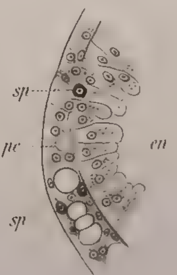
238



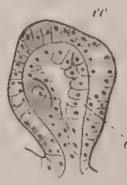
239



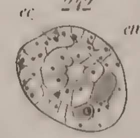
240



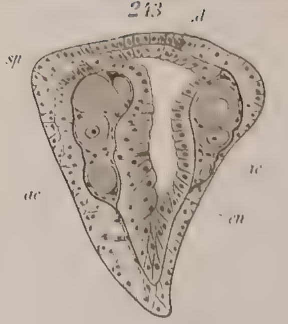
241



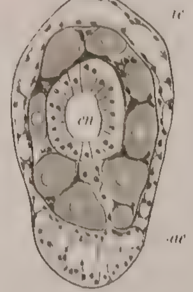
242



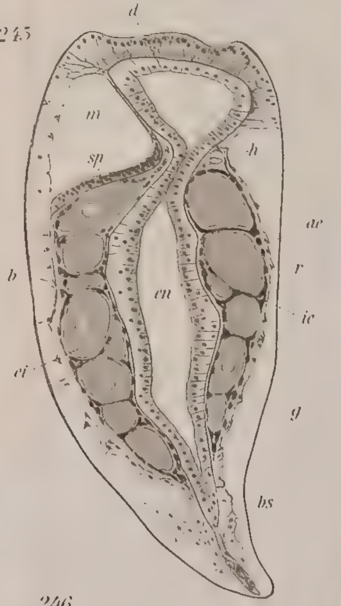
243



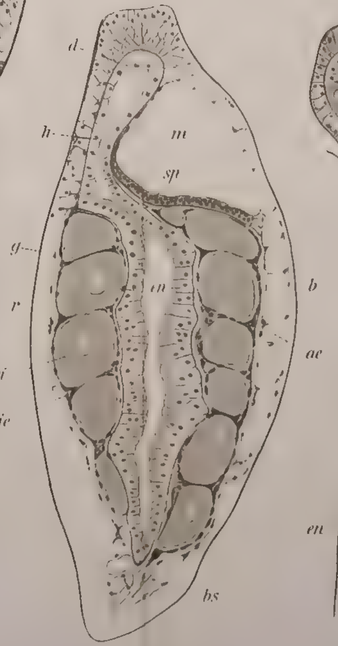
244



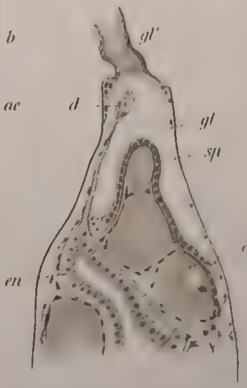
245


d
m
h
sp
ae
r
en
ie
b
ei
g
bs

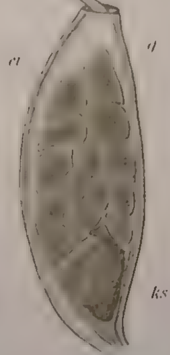
246


d
h
m
sp
g
en
b
r
ae
ei
ie
bs

247


gl'
d
gl
sp
en
ei
ie

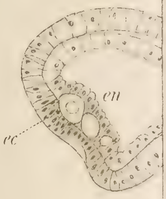
248



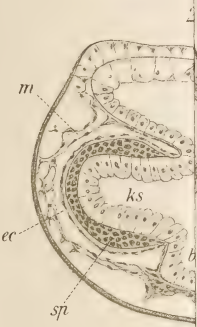
Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Sertularella polyzonias Figg. 230-240. *Plumularia setacea* Figg. 241-248.

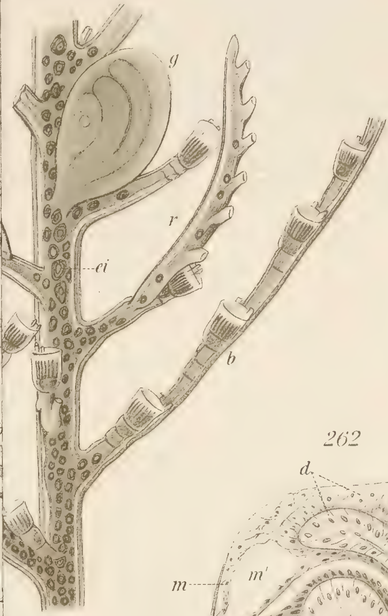
249



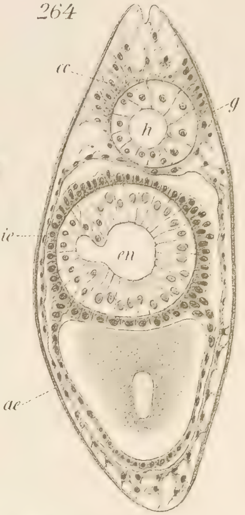
2



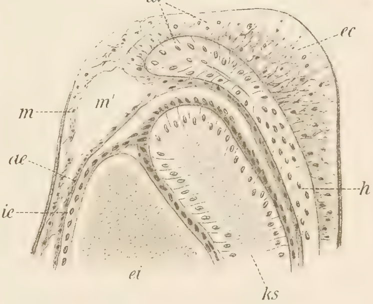
260



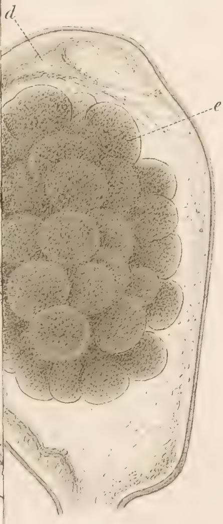
264


ec
g
h
ie
en
ae

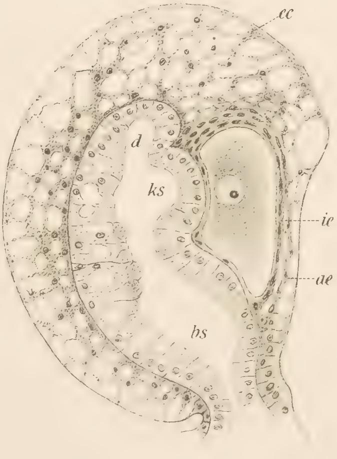
262


d
ec
m
m'
ae
ie
h
ei
ks

263

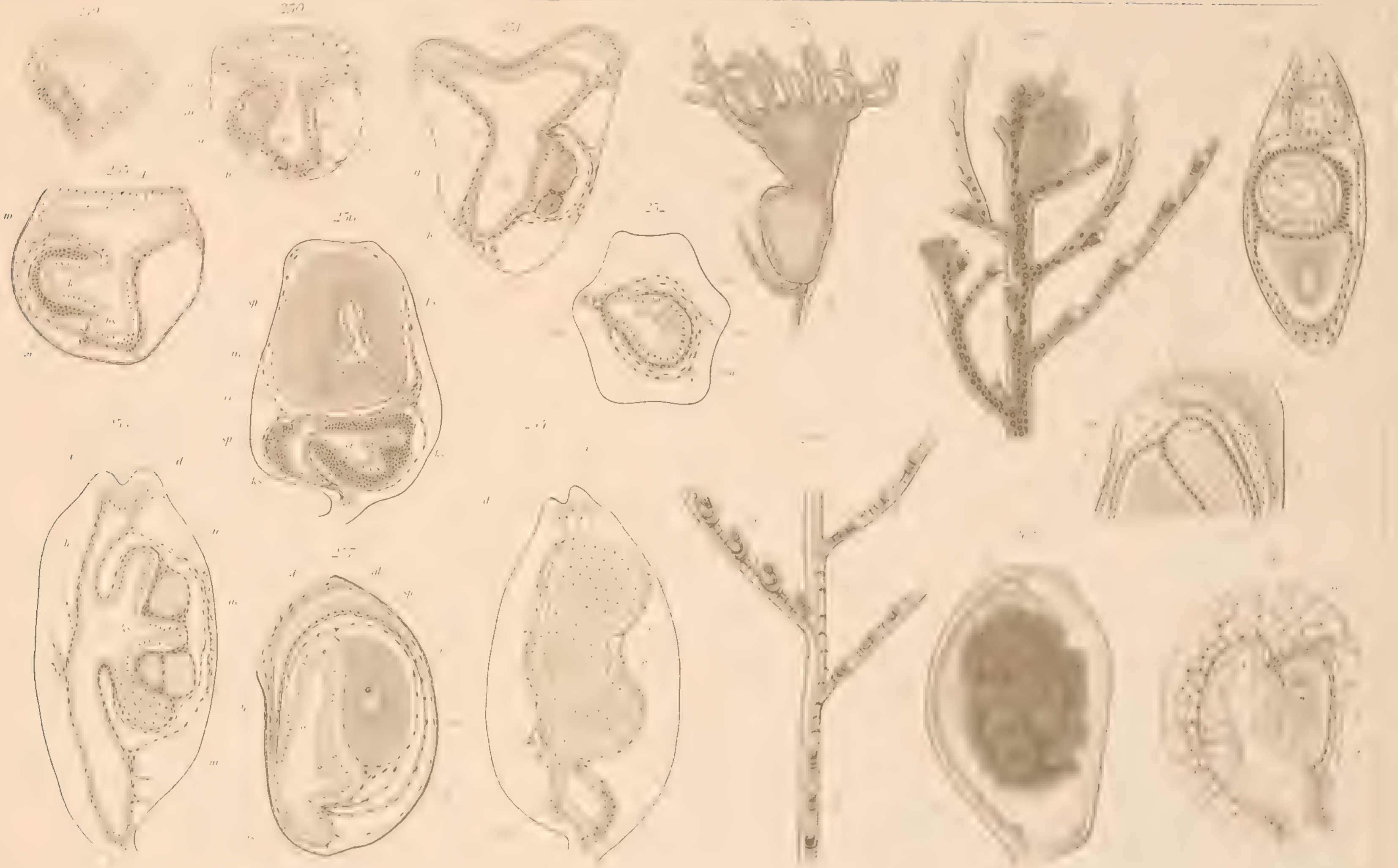


261


ec
d
ks
ie
ae
bs

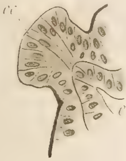
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

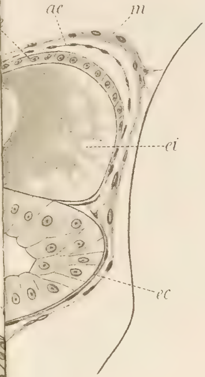
nbullum. Fig. 259-264.



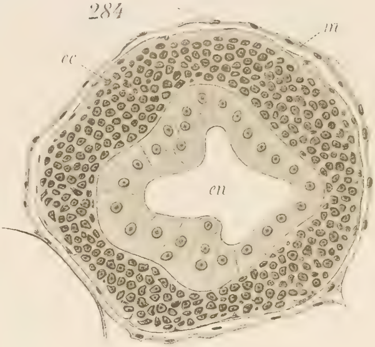
Plumularia echinulata Figg. 249-256. P. frutescens Fig. 257. P. halecioides Fig. 258. Aglaophenia myriophyllum Figg. 259-264.

265

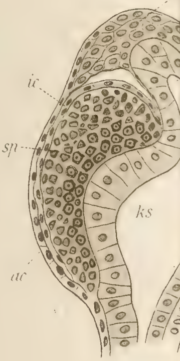




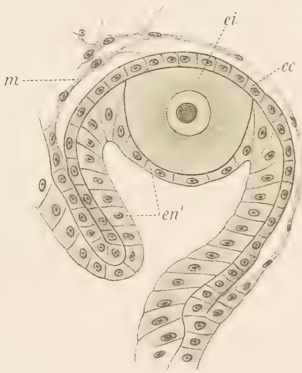
284



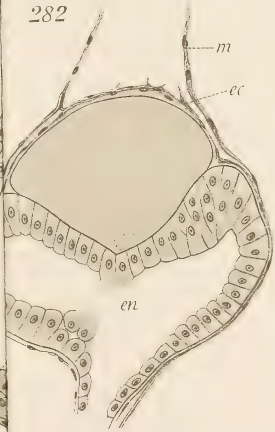
267



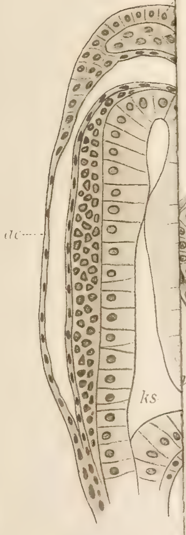
280



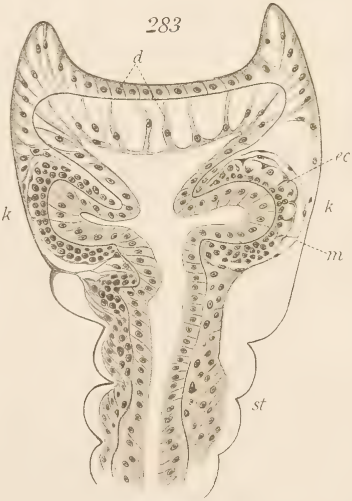
282



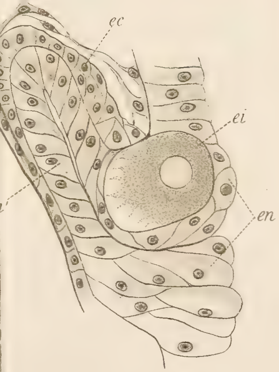
268



283



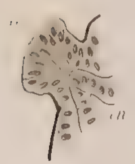
279

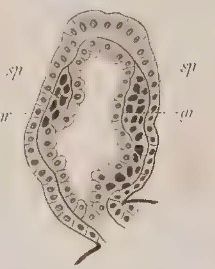


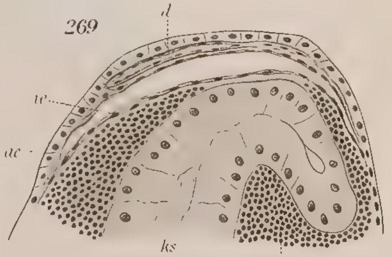
A. Goette del.

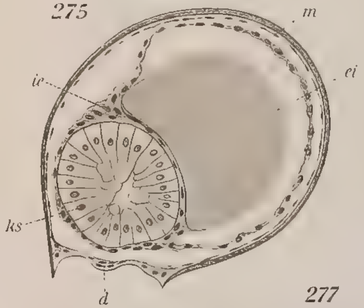
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

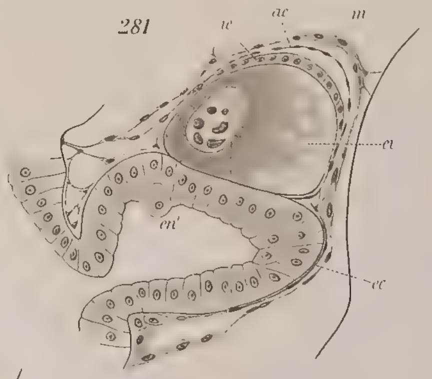
a flexuosa. Figg. 277-284.

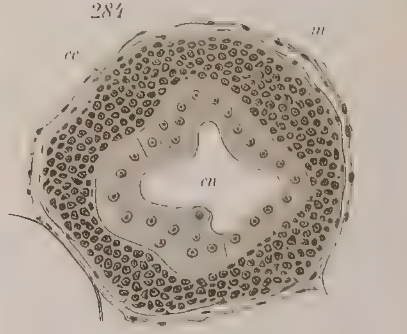
265


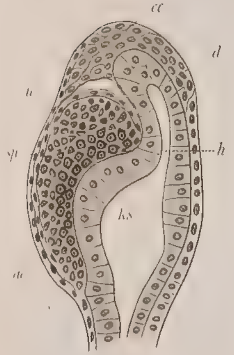
266


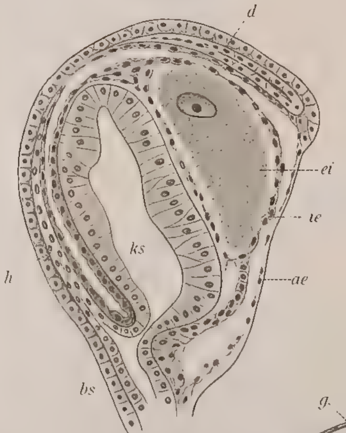
269


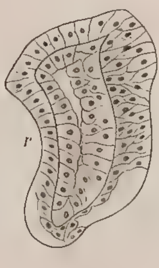
275


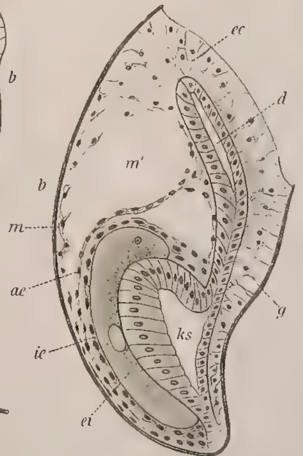
281

ie
ac
m
ei
en'
ec

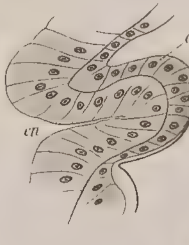
284


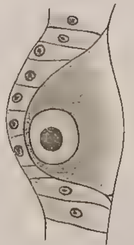
267

ec
d
h
sp
ks
ac

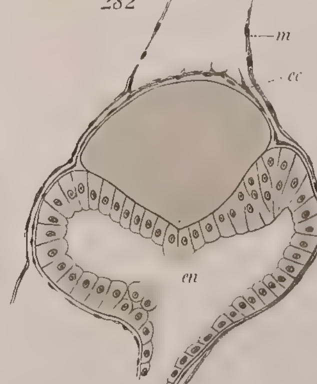
270

d
ei
ie
ae
ks
h
bs

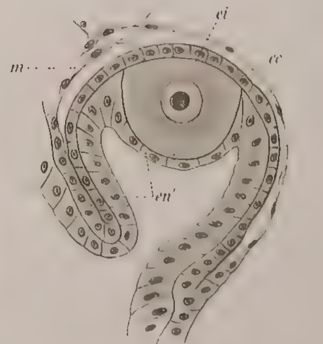
271


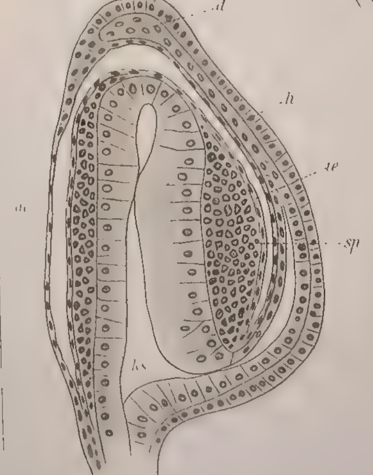
273

ec
d
m'
b
m
ae
g
ks
ie
ei

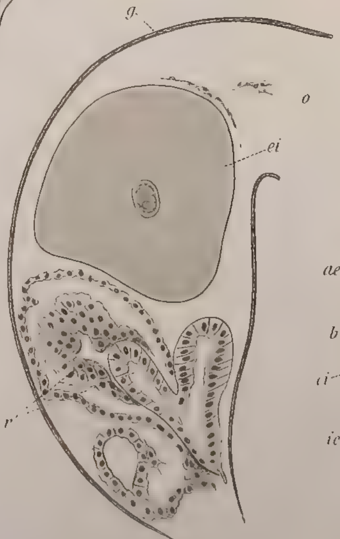
277


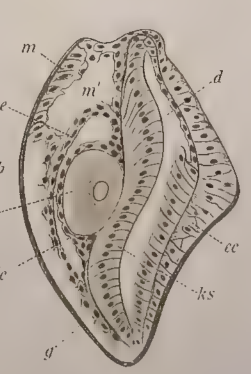
278


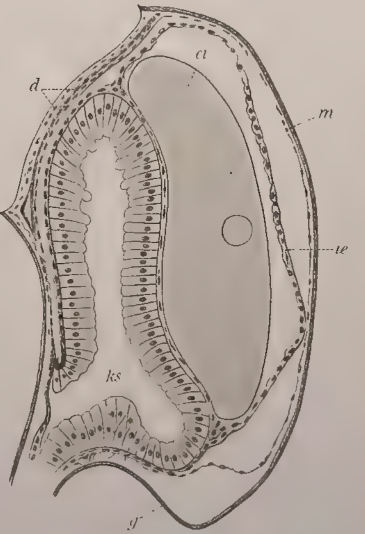
282


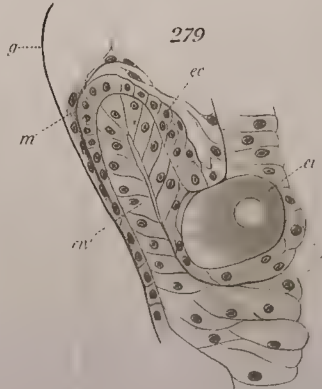
280


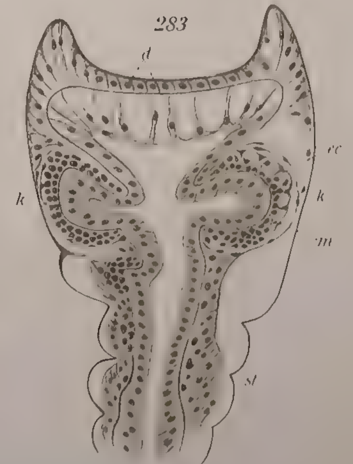
268

ec
d
h
ie
sp
ks

276


272

m
m'
d
ae
b
ei
ec
ie
ks
g

274


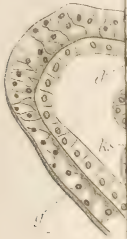
279

g
m
ec
ei
en'
en

283


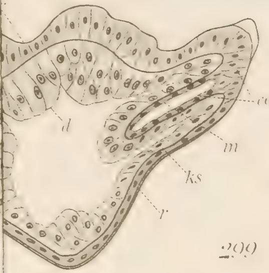
Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Aglaophenia pluma Figg. 265–269 – *A. helleri* Fig. 270 – *Antennularia ramosa* Figg. 271–276 – *Campanularia flexuosa* Figg. 277–284.

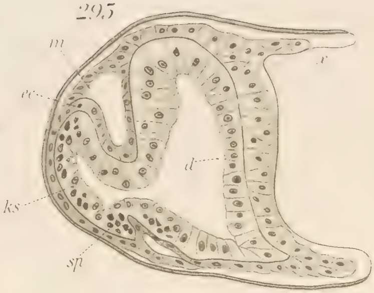
285



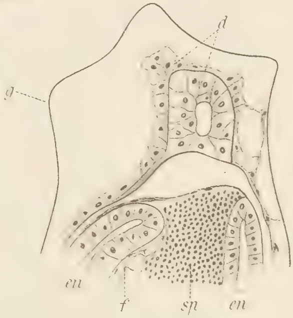
294



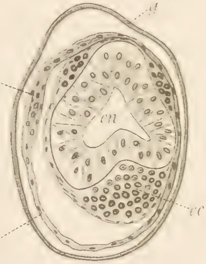
295

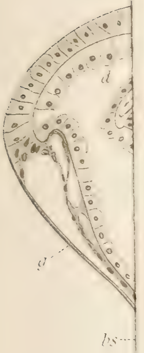


299

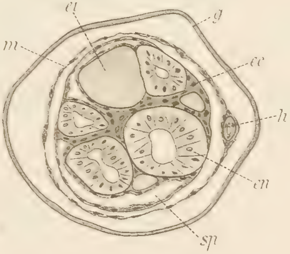


298

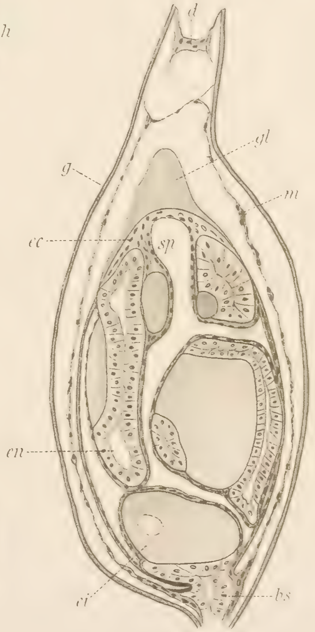




300

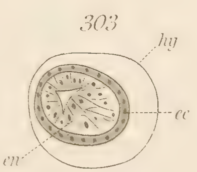

ei
g
m
ec
h
en
sp

302

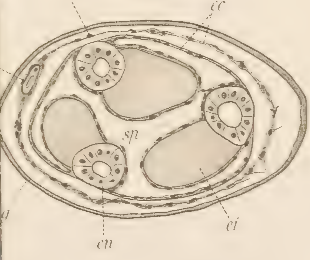

d
gl
g
m
ec
sp
en
ei
bs

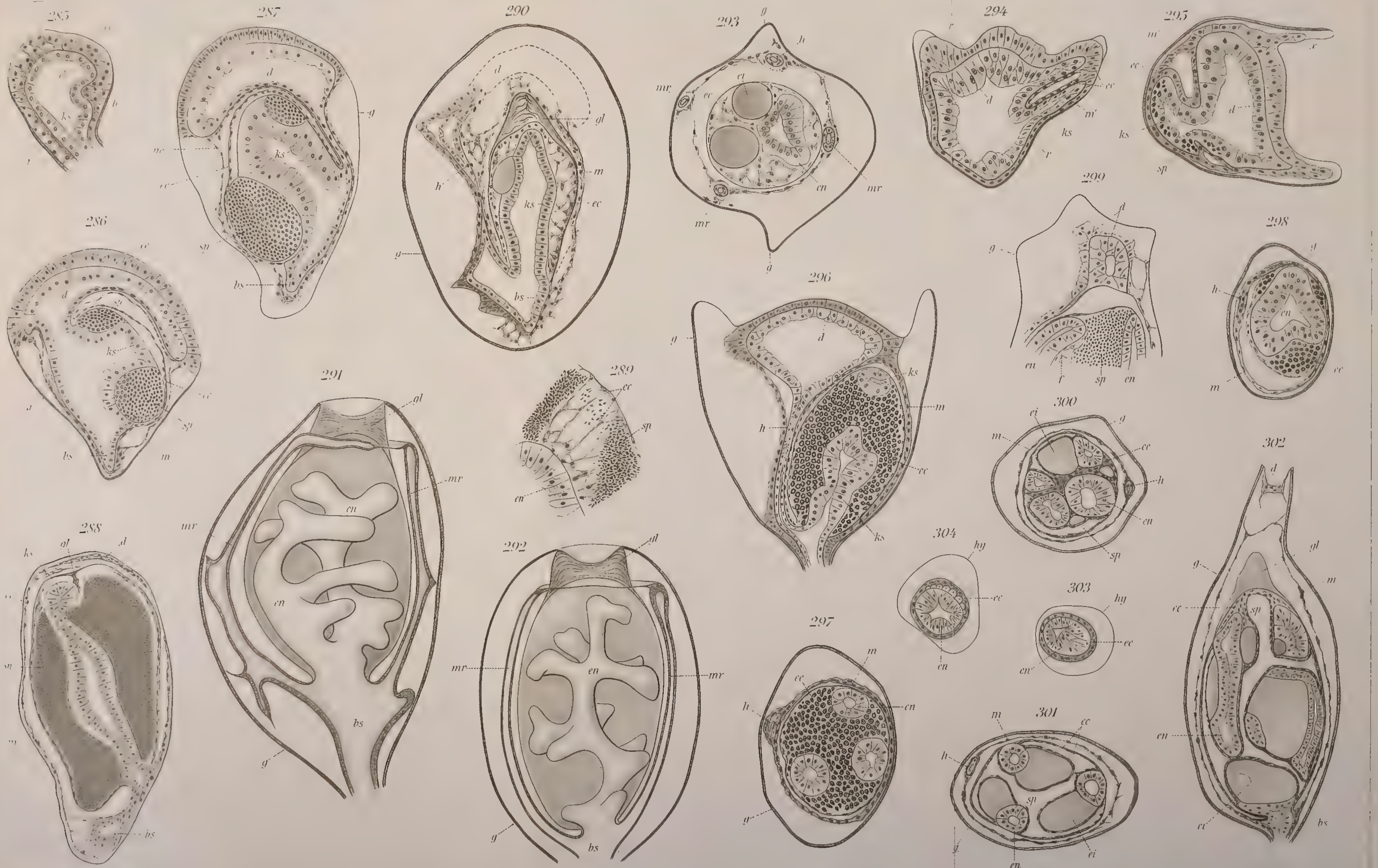
ks
gl
hy
cc
cc
sn
m
a

303



301



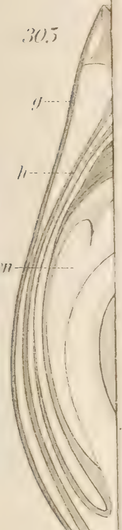

285
286
287
288
289
290
291
292
293
294
295
296
297
298
299
300
301
302
303
304
d
ks
g
ec
sp
bs
m
h
gl
mr
en
ei
cc
hy
r
f

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig

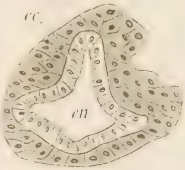
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Halecium tenellum Figg. 285-293. — *Campanularia verticillata* Figg. 294-304.

305

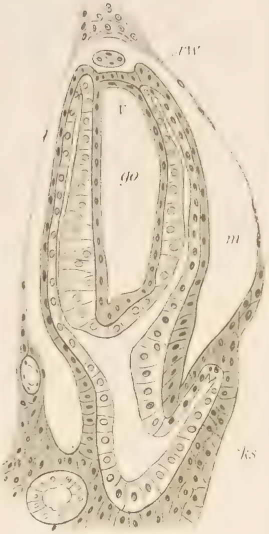


316

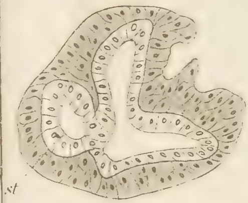


323

321



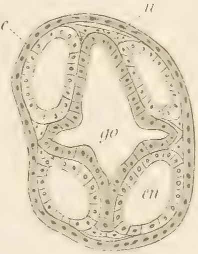
317



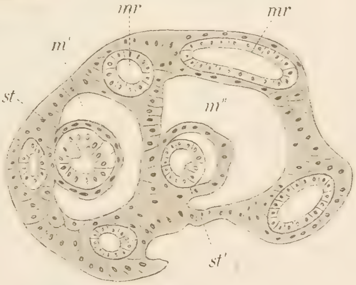
324

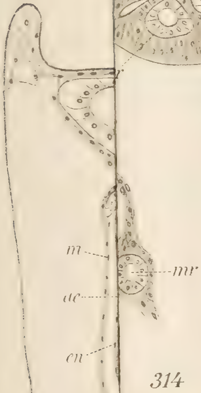
318

325

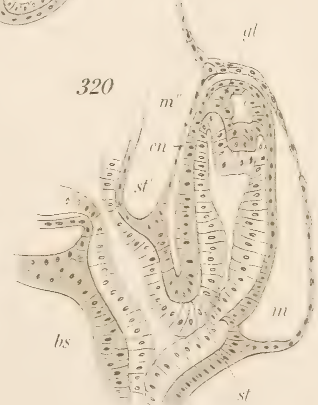


319

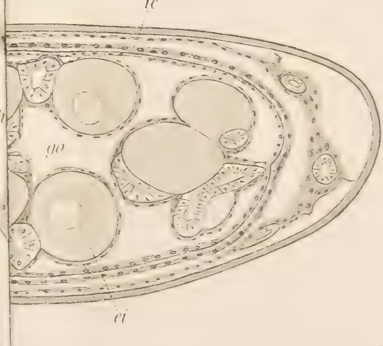

mr
mr
m'
st
m''
st'



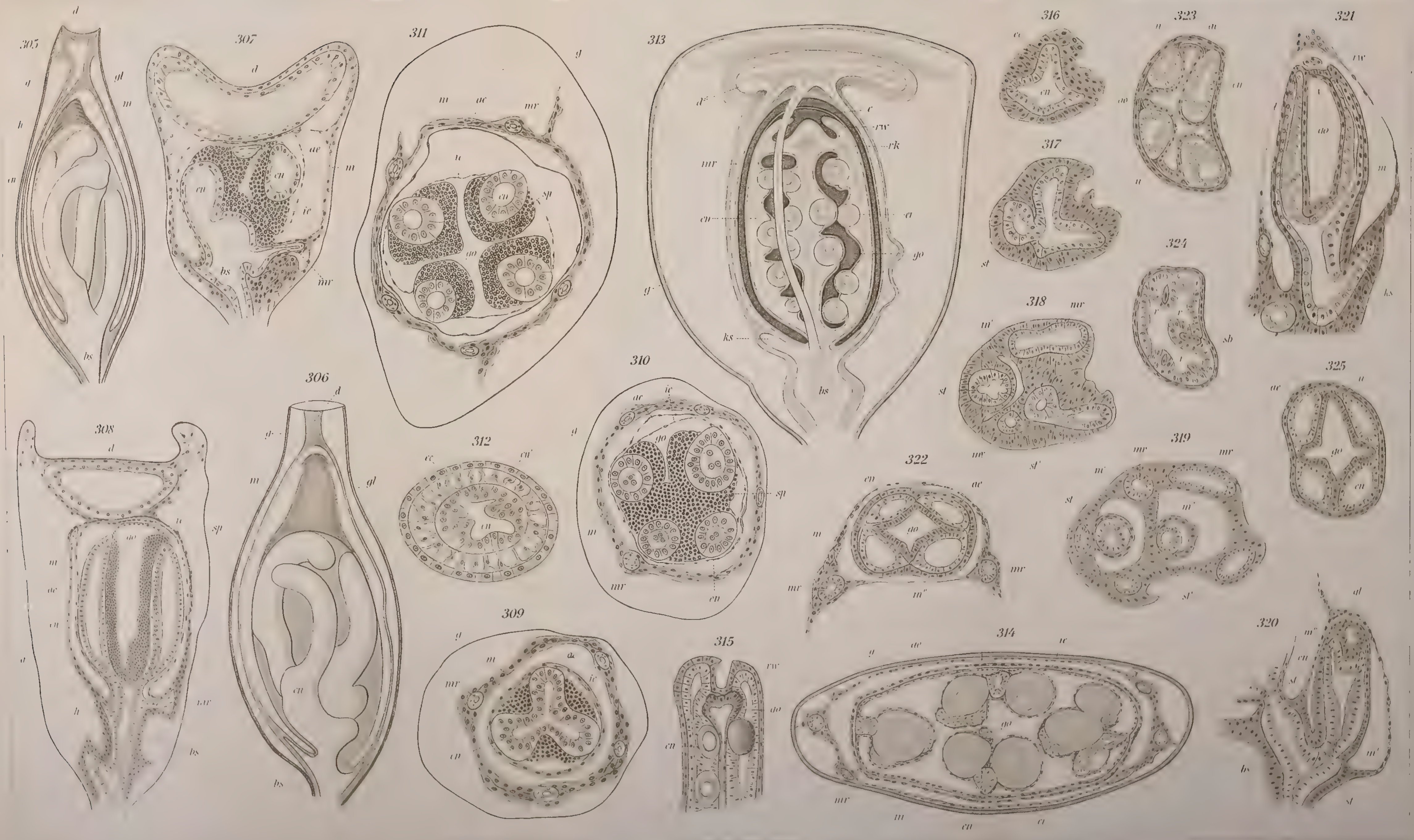
320


gl
m''
en
st'
bs
m
st

314

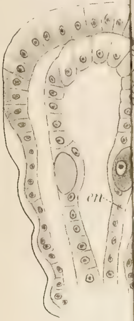


12–325

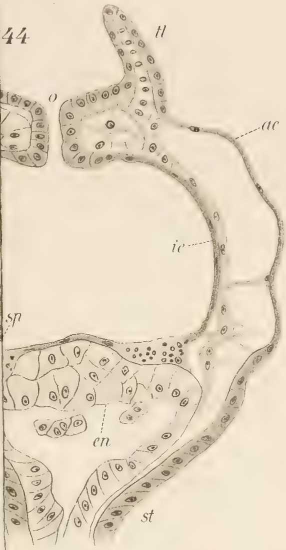

305
306
307
308
309
310
311
312
313
314
315
316
317
318
319
320
321
322
323
324
325
d
g
gl
m
h
en
bs
ae
ie
mr
sp
go
a
cc
en'
c
rw
rk
ei
ks
st
sb
m'
m"
st'
do
ac

Campanularia verticillata Figg. 305-306. C. hincksi Figg. 307-312. C. calyculata Figg. 313-325.

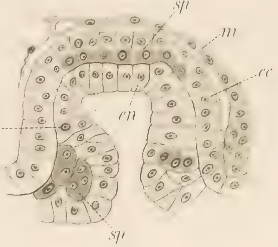
326



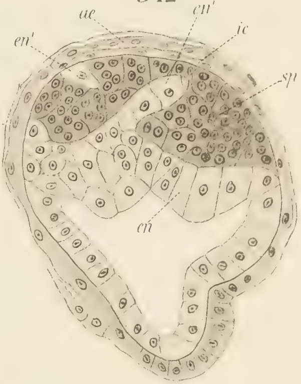
44


o
tl
ac
ie
en
st

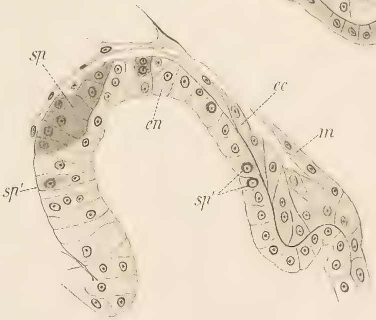
345

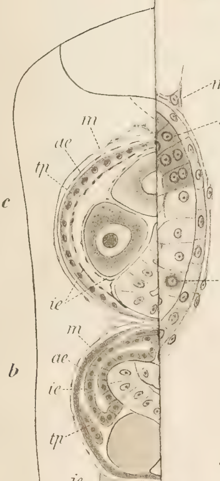

sp''
m
ec
en
sp'
sp

342

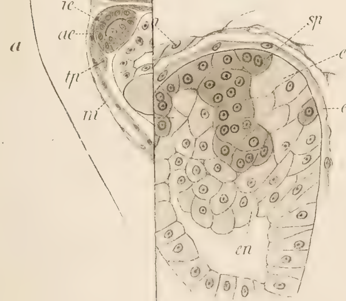

ae
en'
en'
ie
sp
m
en

339

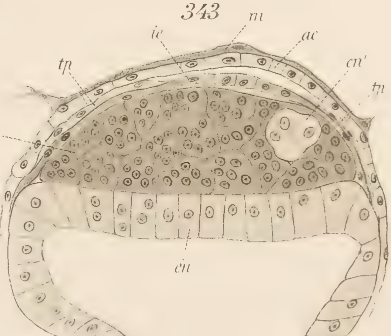

sp
en
ec
m
sp'
sp'


m
m
sp
ae
tp
c
sp'
ie
m
b
ae
ie
tp

341

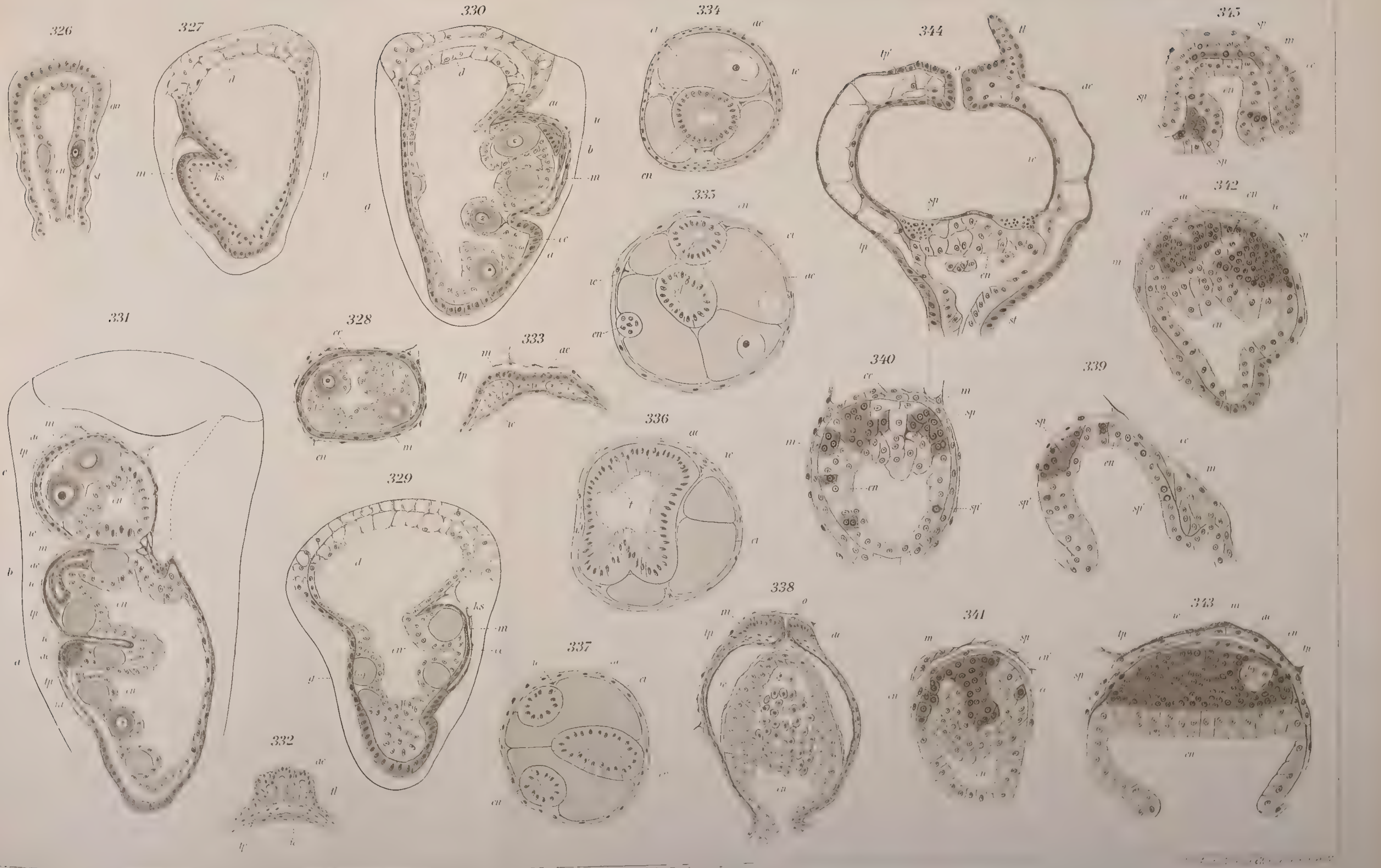

ie
ae
a
tp
m
sp
en'
ec
en

343


m
ie
ac
tp
en'
tp
sp
en

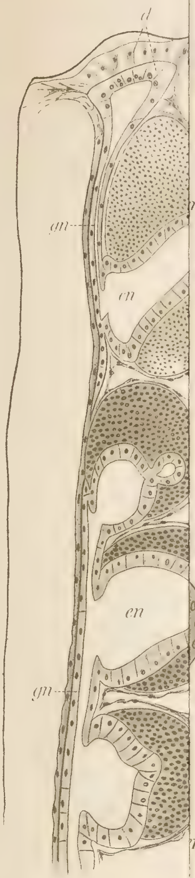
A. Goette del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

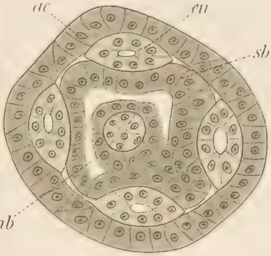

326
327
330
334
344
345
331
328
333
335
342
340
339
336
329
338
341
343
337
332
d
ks
m
g
ac
ec
en
sp
sp'
tp
st
o
a
b
c

Gonotyraea loveni

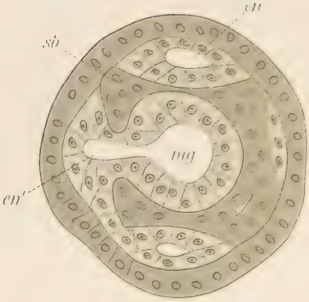
346


d
gn
en
en
gn
m

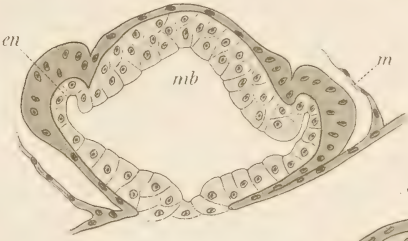
360



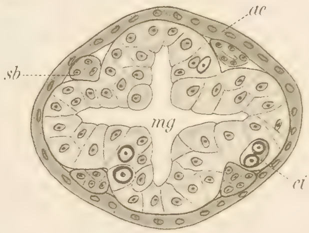
361



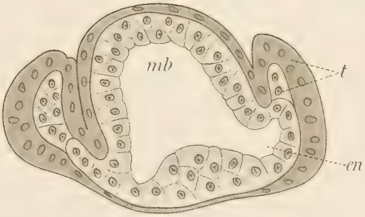
362



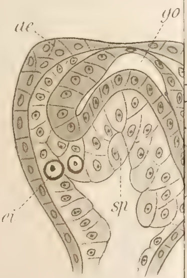
365



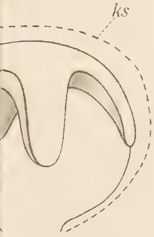
363



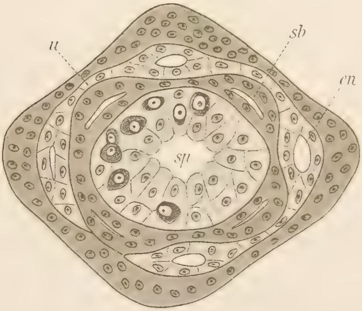
364



355



366

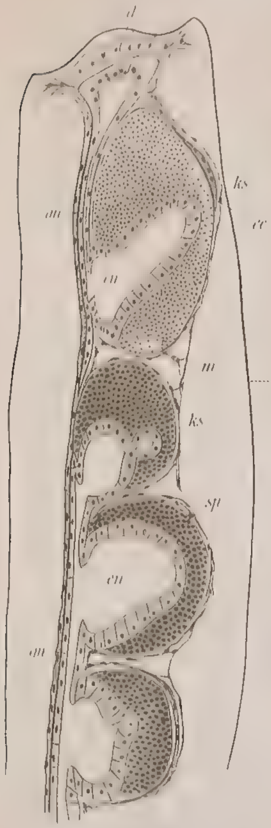


A. Goette del.

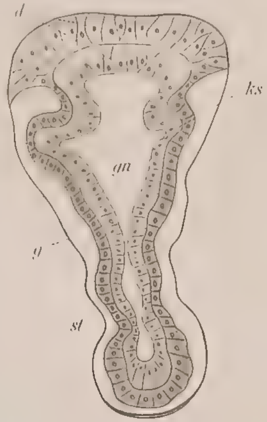
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

367

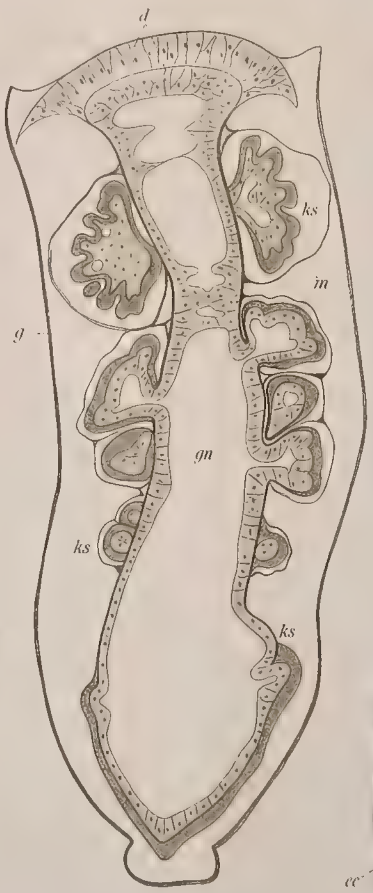
346


d
ks
ks
ec
m
en
m
g
ks
sp
en
m

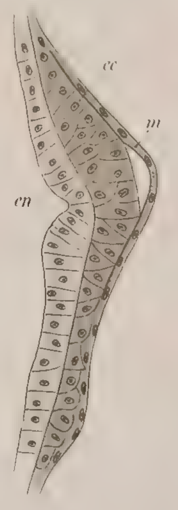
347


d
ks
ks
gn
g
st

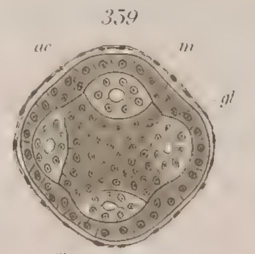
348


d
ks
m
g
gn
ks
ks

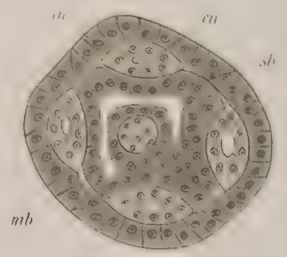
349



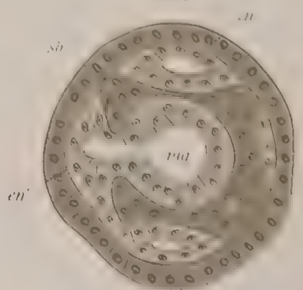
359



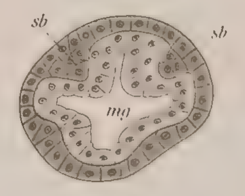
360



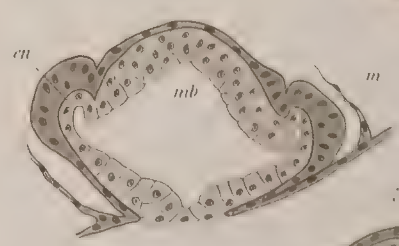
361



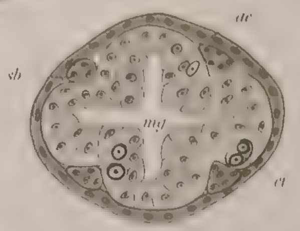
358



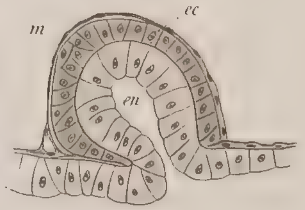
362



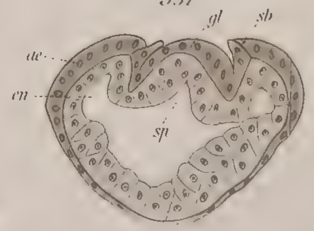
365



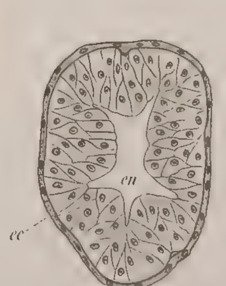
350



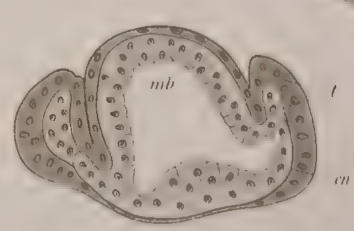
357


gl
sb
ae
en
sp

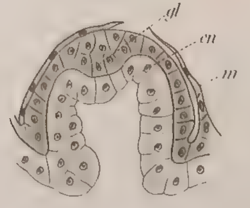
367



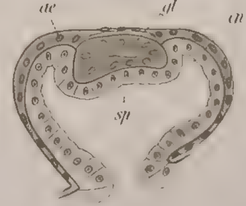
363



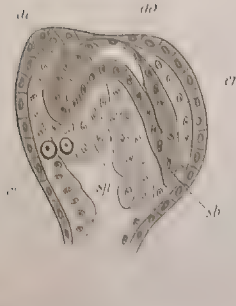
351



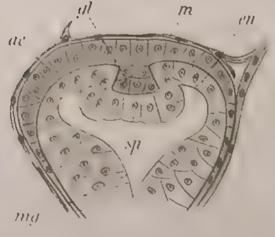
356



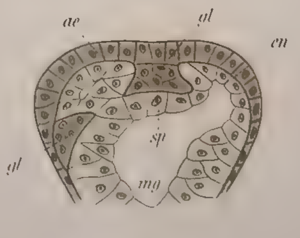
364


ae
ae
en
c
sp
sb

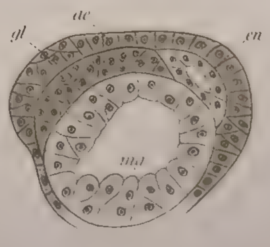
352


gl
m
en
ae
sp
mg

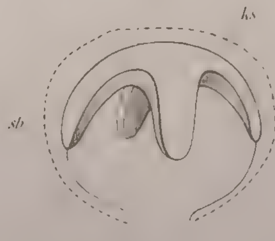
353


ae
gl
en
sp
gl
mg

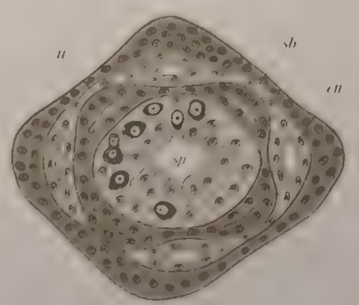
354



355



366



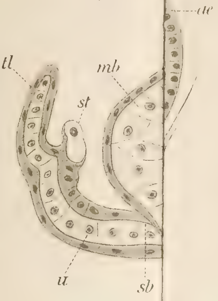
Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig

Gonothyraea loveni Fig. 346 _ Obelia geniculata Figg. 347-363 _ O. longissima Figg. 364-367.

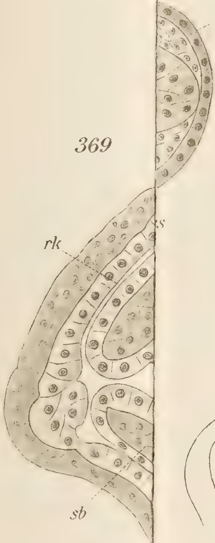
Zeitschrift f. wiss

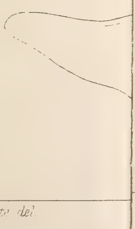
Taf. XVIII.

368

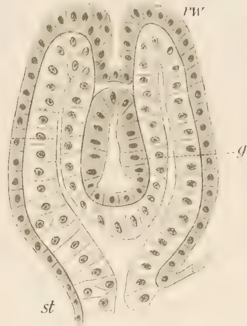

ae
tl
mb
st
u
sb

369

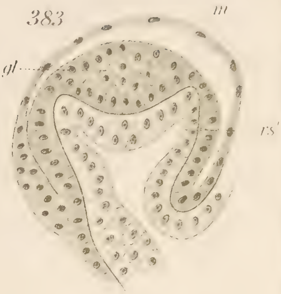




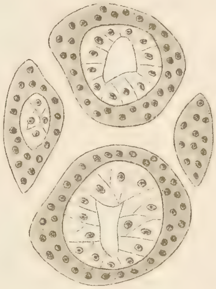
387



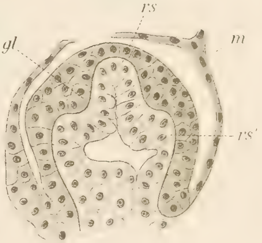
383



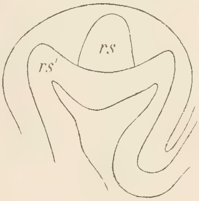
389



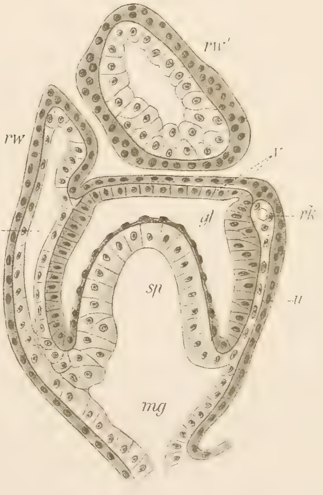
384



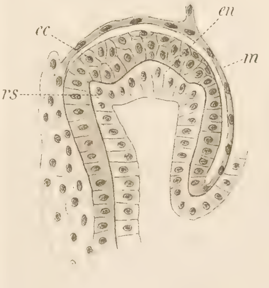
385



390


rw'
rw
v
rs
gl
rk
sp
u
mg

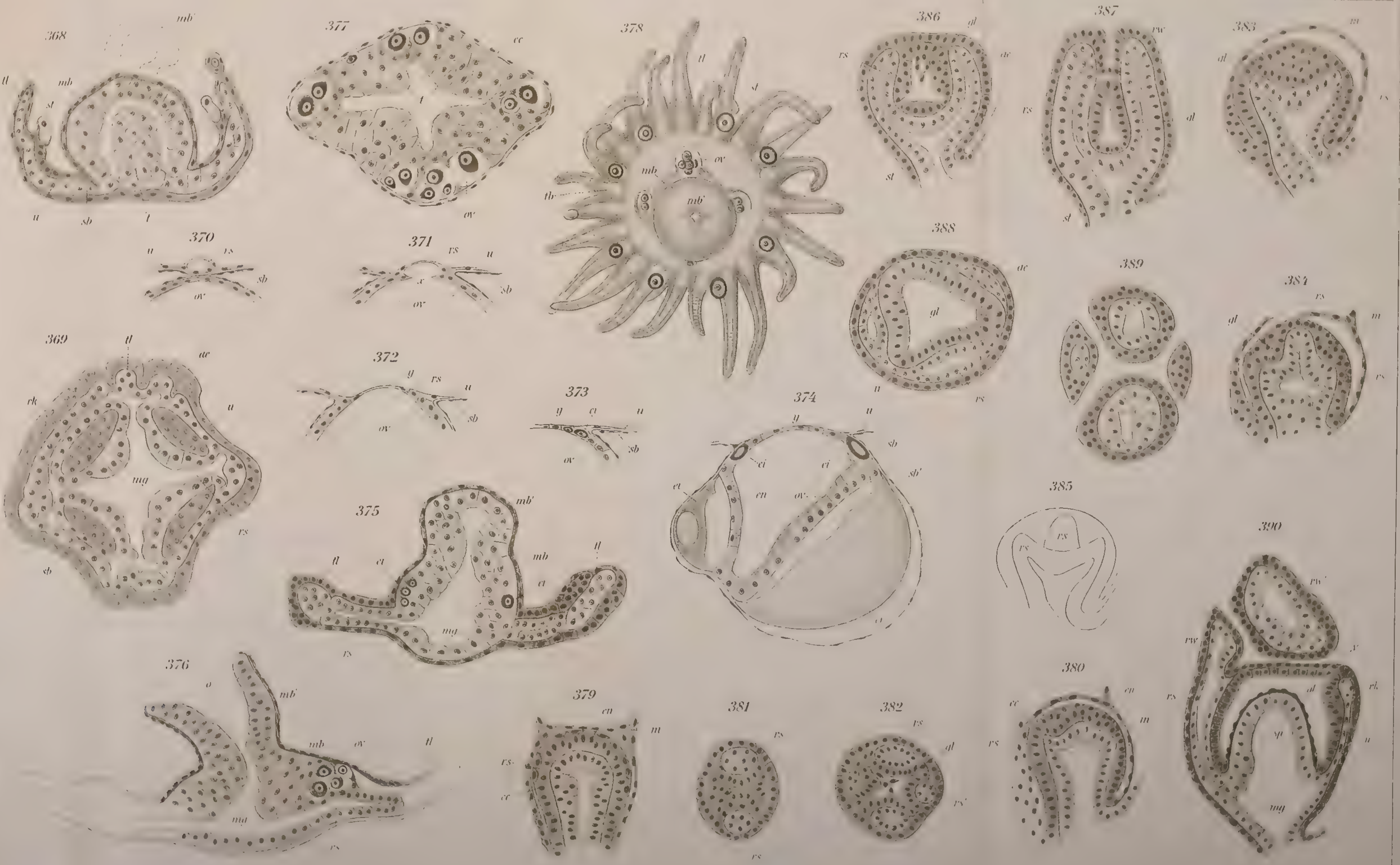
380



A. Goette del.

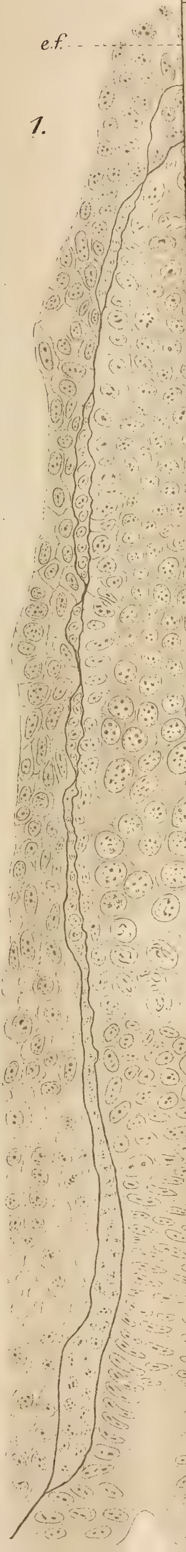
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

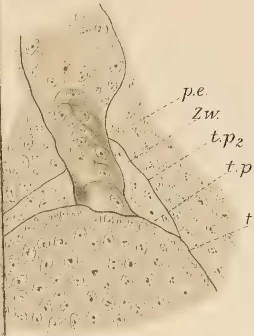
toni Figg. 379-390.


368
mb'
tt
mb
st
u
sb
t
377
cc
t
ov
378
tt
st
ov
mb
mb'
tb
386
gl
rs
ac
st
387
rw
rs
gl
st
383
m
gl
rs
370
u
rs
sb
ov
371
rs
u
sb
x
ov
388
ac
gl
u
rs
389
384
rs
gl
m
rs
369
tt
ac
rk
u
mg
rs
sb
372
y
rs
u
sb
ov
373
y
ci
u
ov
sb
374
y
u
sb
ci
sb'
ct
cn
ov
385
rs
rs
375
mb'
tt
ct
mb
tt
ct
mg
rs
390
rw'
rw
x
rs
rk
gl
sp
u
mg
376
o
mb'
mb
ov
tt
mg
rs
379
cn
m
rs
cc
381
rs
rs
382
rs
gl
rs'
380
cc
cn
rs
m

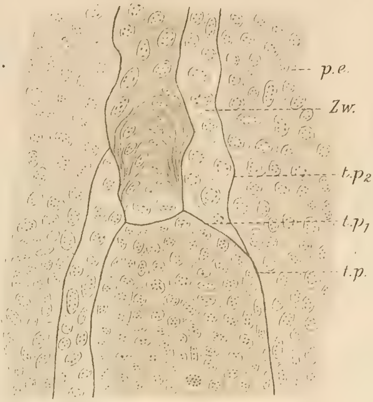
Obelia dichotoma Fig. 368. O. geniculata Figg. 369–374. O. longissima Figg. 375–378. Clytia johnstoni Figg. 379–390.

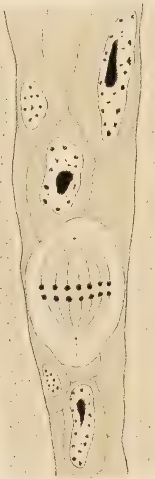
1.



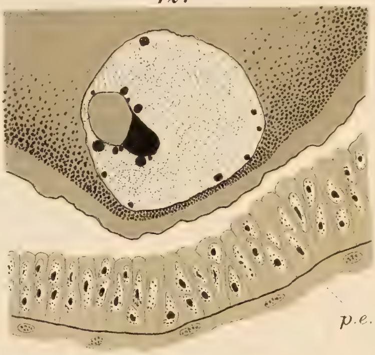

p.e.
Zw.
t.p2
t.p1
t.p.

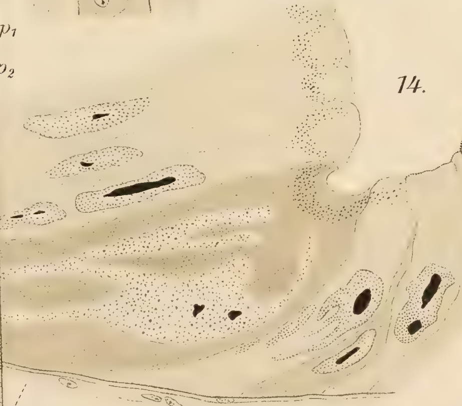
6.


p.e.
Zw.
t.p2
t.p1
t.p.

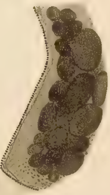


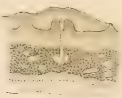
12.





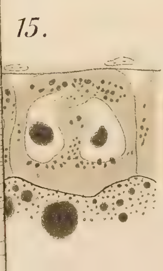
14.



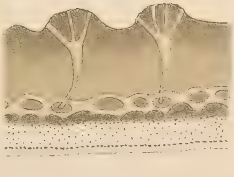


18.

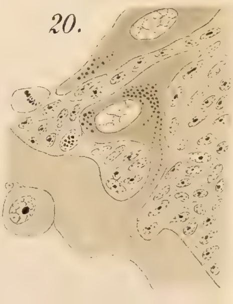
15.



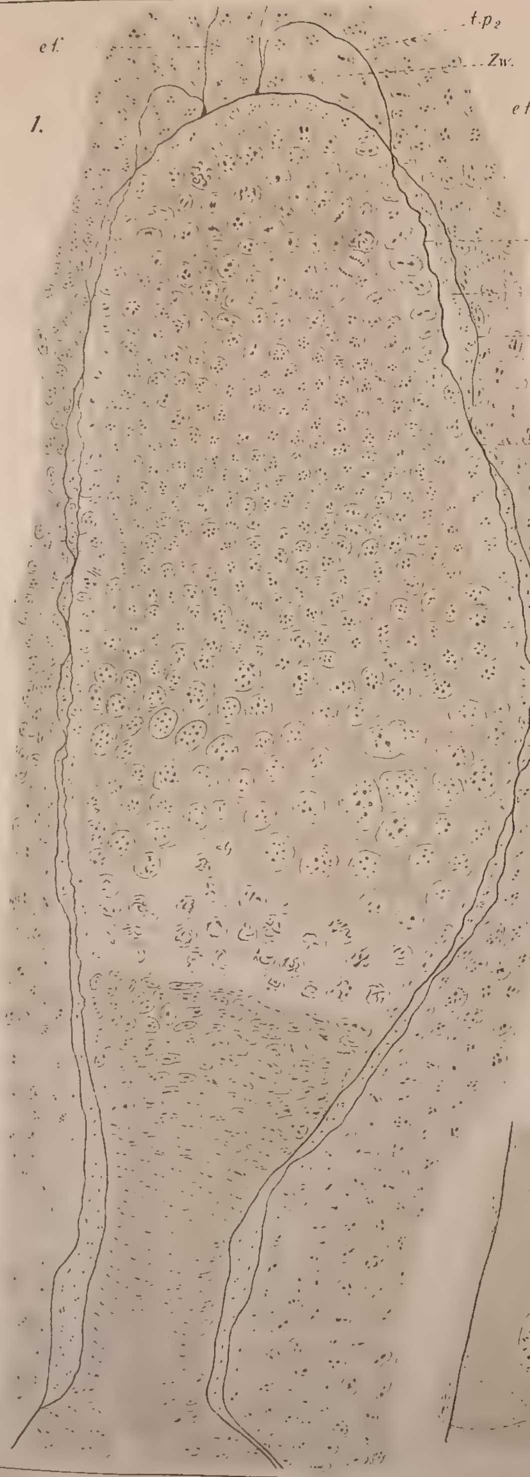
19.

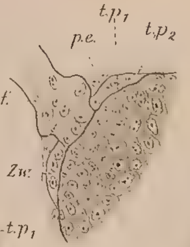


20.



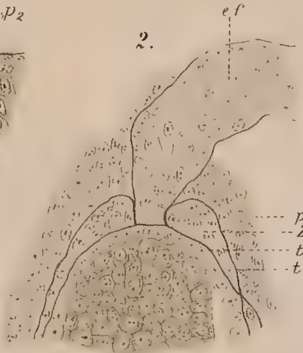
1.


ef.
t.p2
Zw.
t.p1
Zw.
t.p2
p.e
t.p.

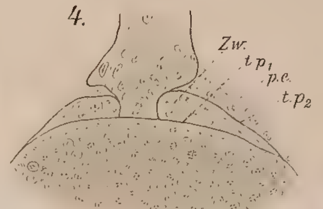

t.p1
p.e.
t.p2
ef.
Zw.

3.

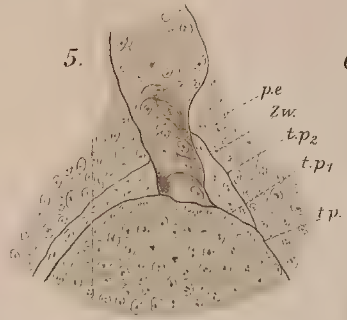
2.


ef
p.e
Zw.
t.p1
t.p2

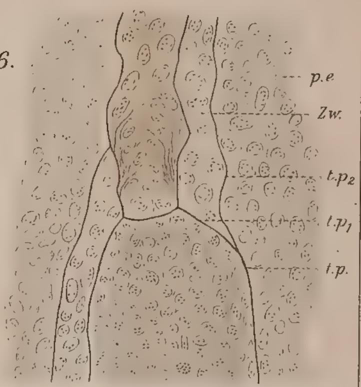
4.

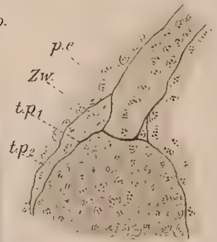

Zw.
t.p1
p.e.
t.p2

5.


p.e
Zw.
t.p2
t.p1
t.p.

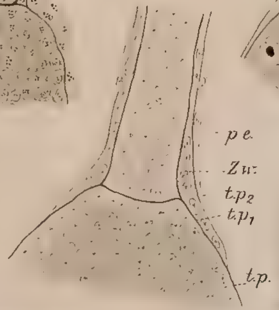
6.


p.e
Zw.
t.p2
t.p1
t.p.

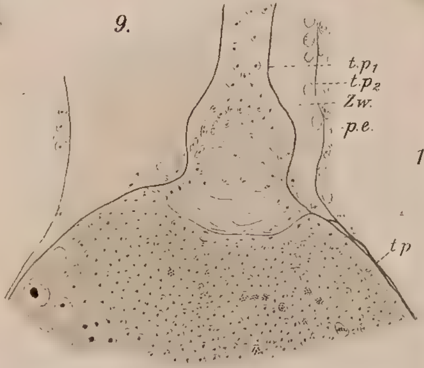

p.e
Zw.
t.p1
t.p2

7.

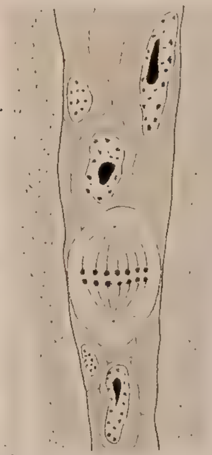
8.


p.e.
Zw.
t.p2
t.p1
t.p.

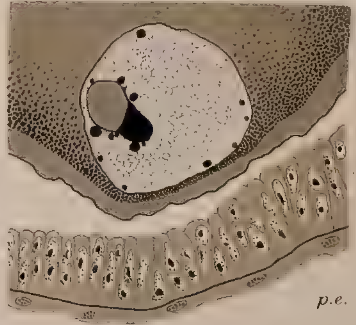
9.


t.p1
t.p2
Zw.
p.e.
t.p

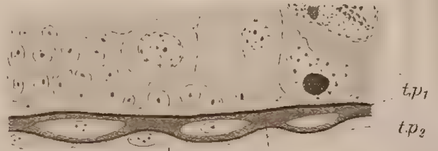
11.



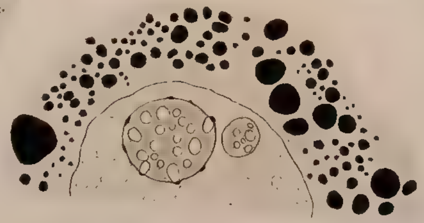
12.



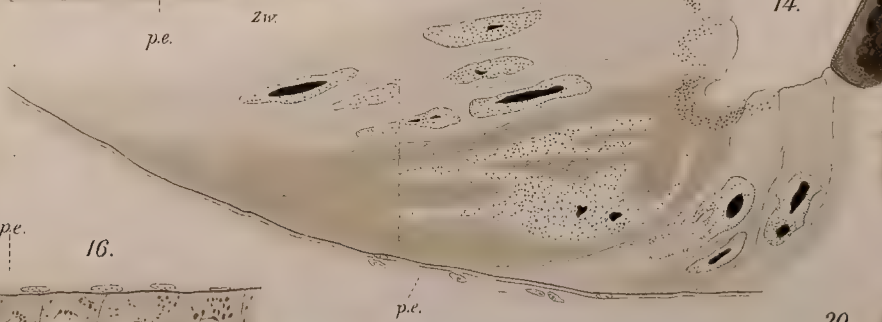
10.


t.p1
t.p2
p.e.
Zw.

13.

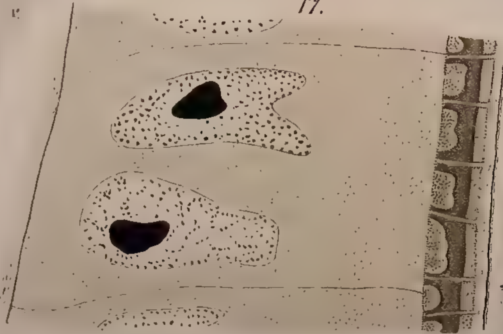


14.

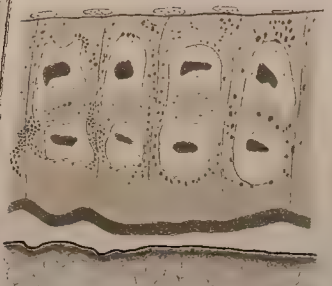


18.

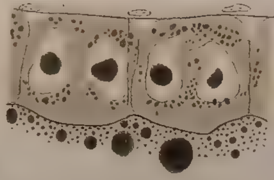
17.



16.



15.



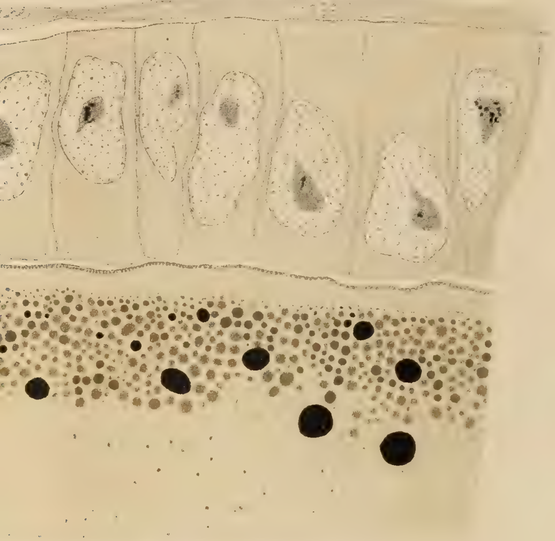
19.

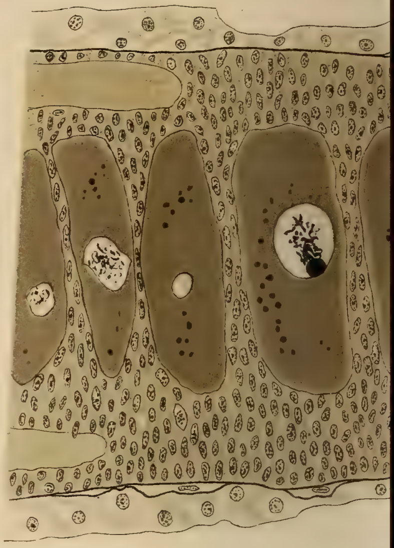
20.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

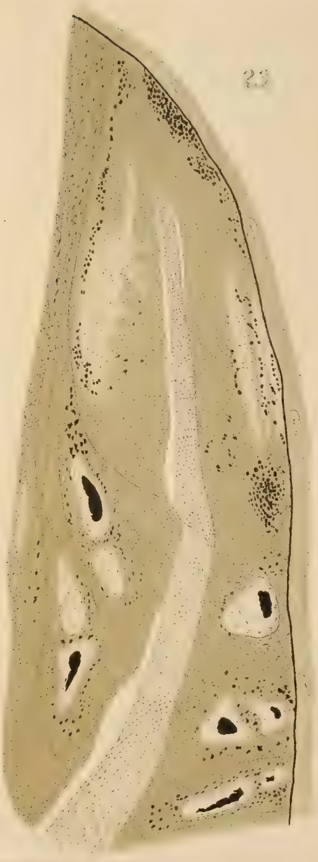
Lith.Anst.v.E.A.Funke Leipzig

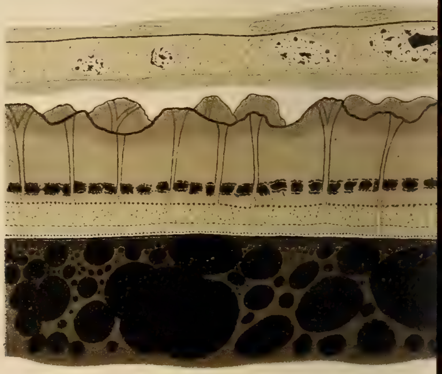
21.

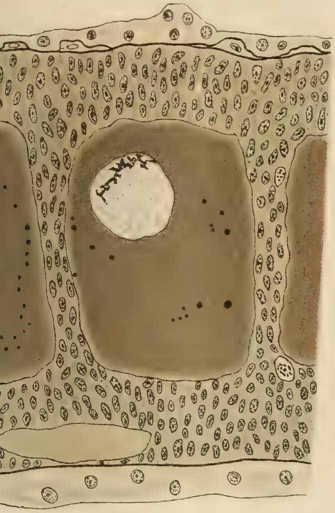


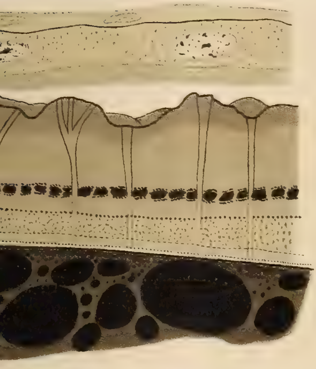


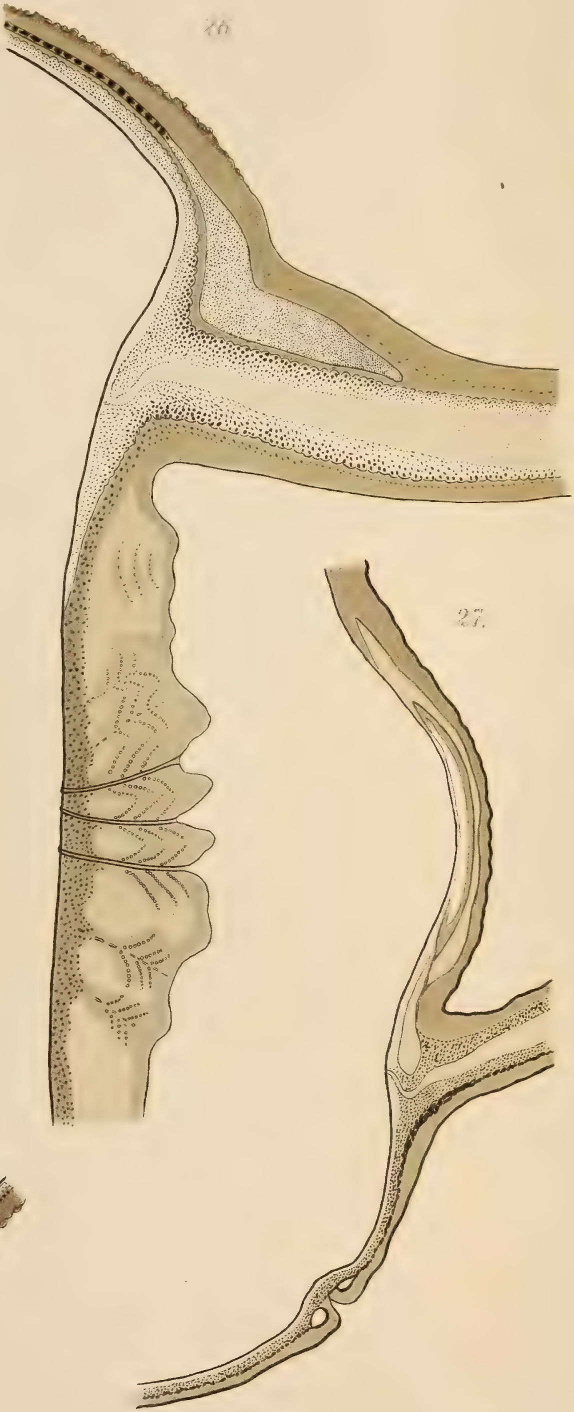
23.

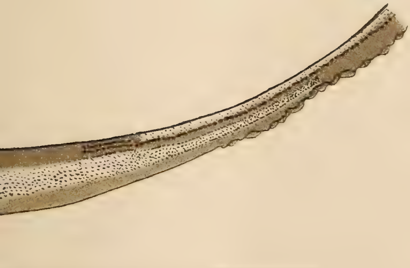




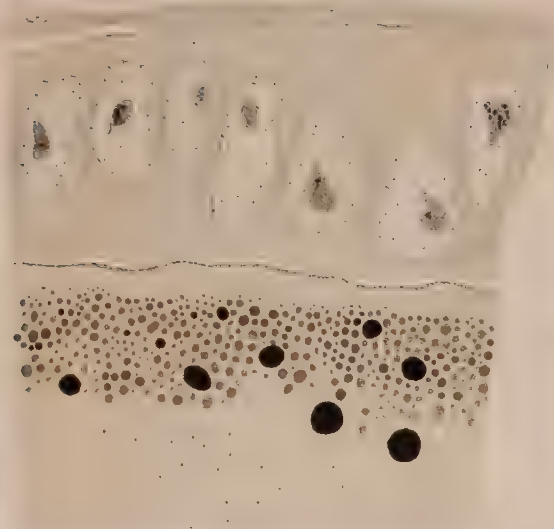




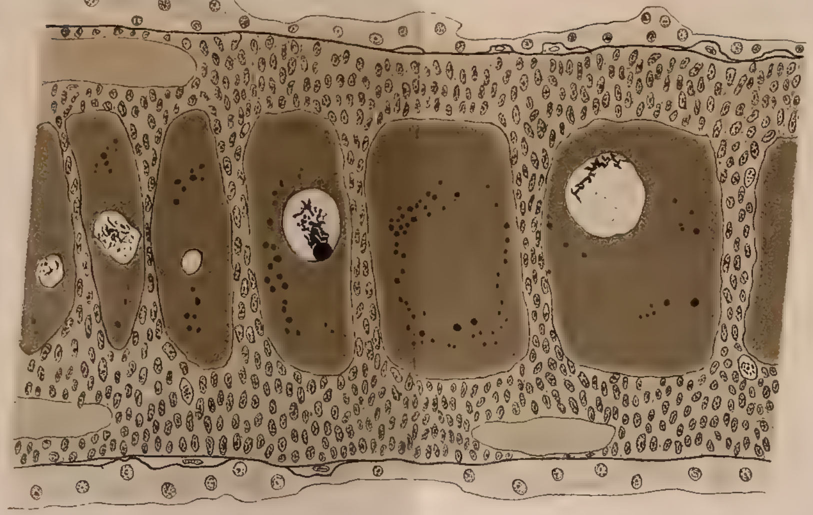

26.
27.



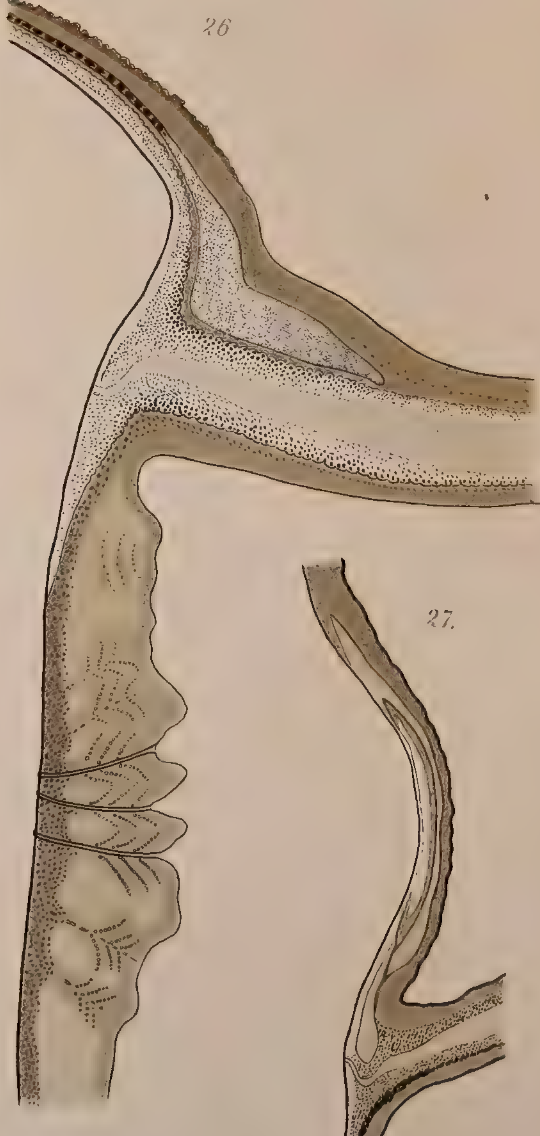
21.



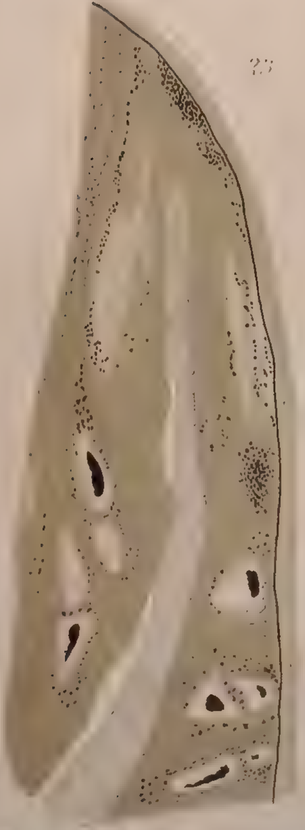
22.



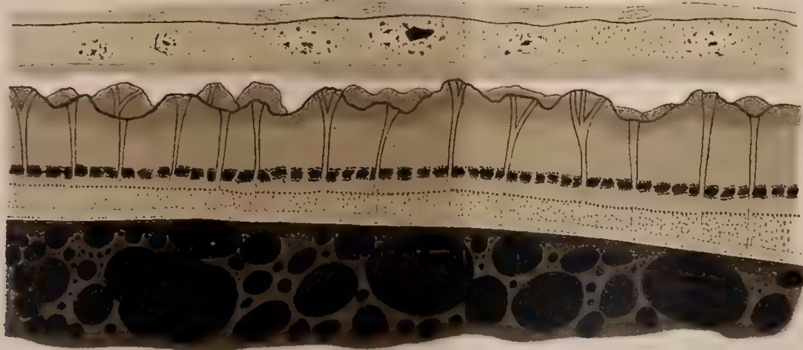
26.



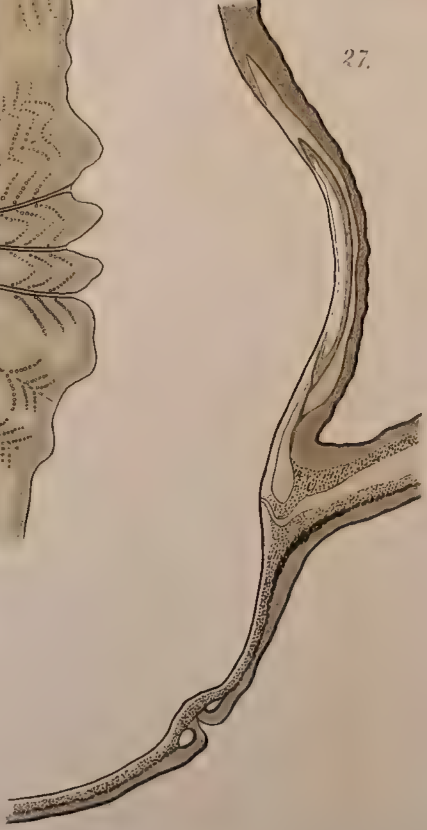
23.



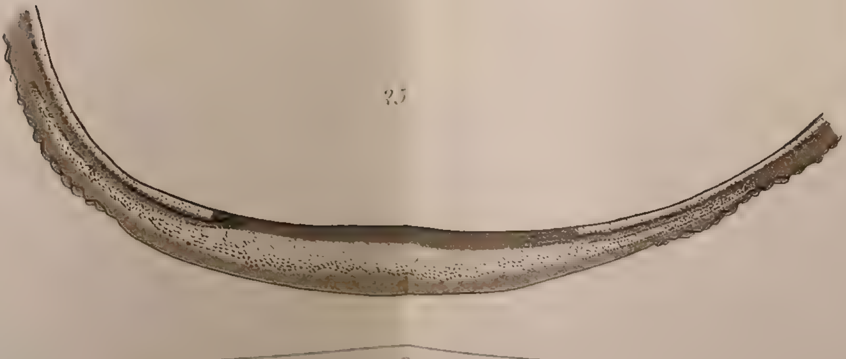
24.



27.



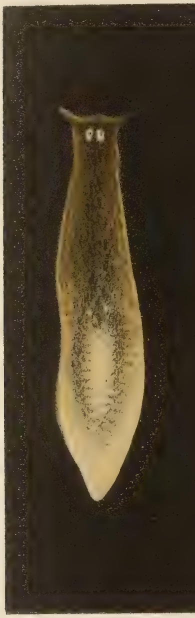
25.



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. A. Funke, Leipzig.

1



2

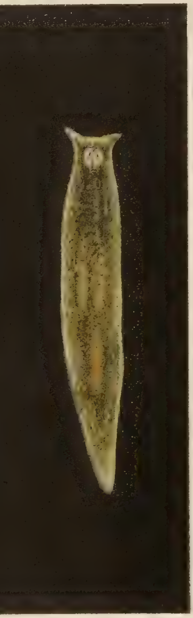
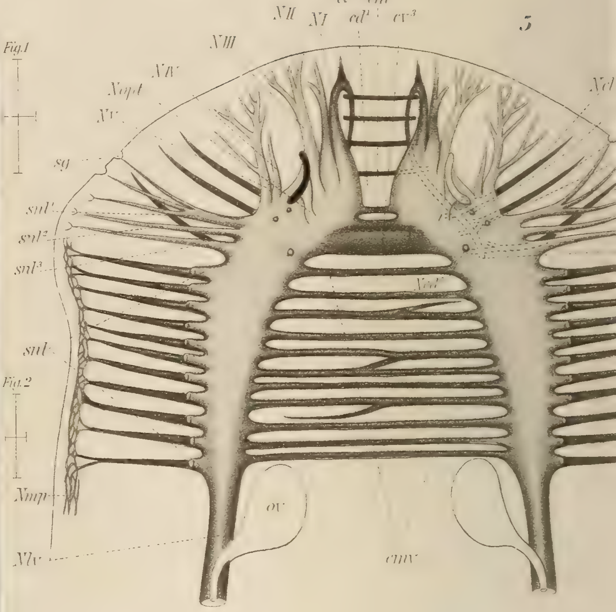
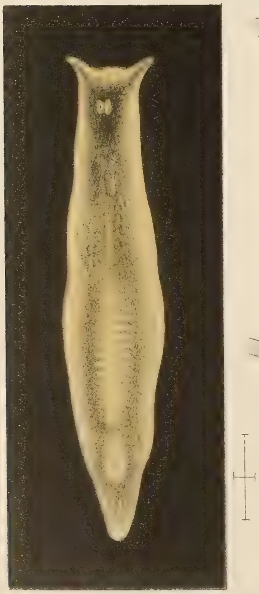


Fig.1
Fig.2

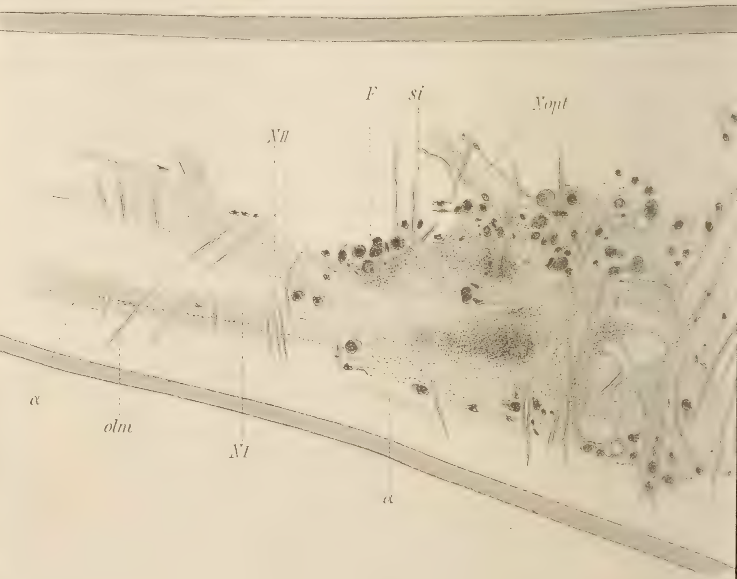
5

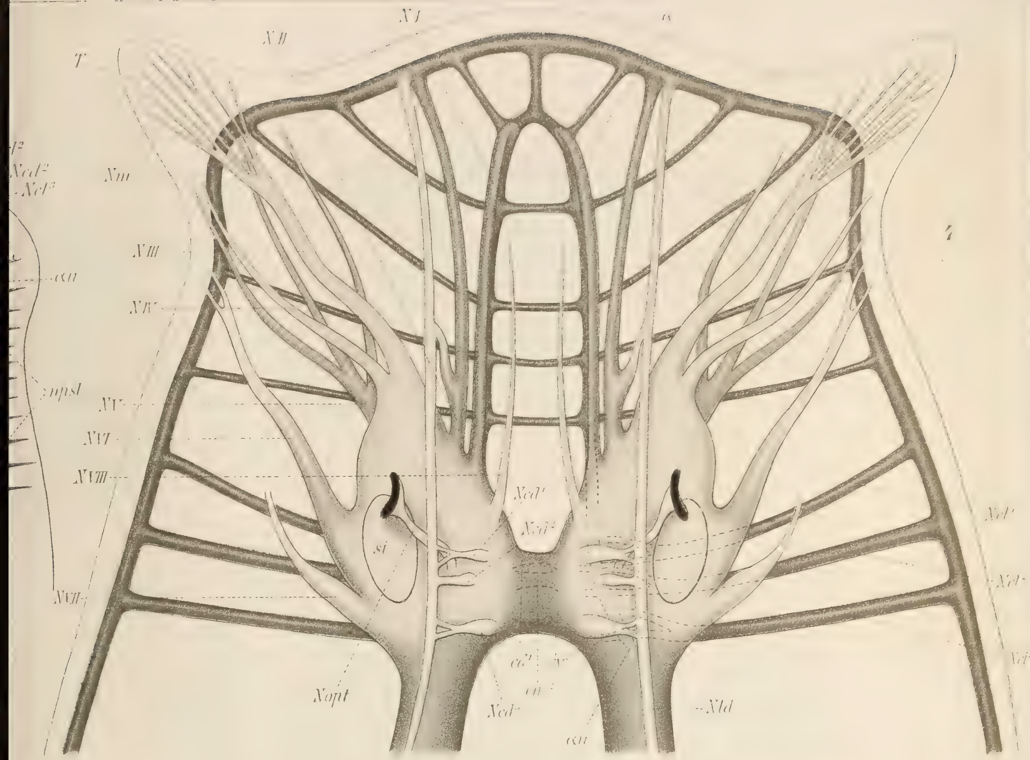

α
cm²
NII
NI
cd¹
cv³
NIII
NIV
Nopt
Nv
Ncl
sg
snl¹
snl²
snl³
Ncl'
snl
Nmp
ov
Nlv
cmv

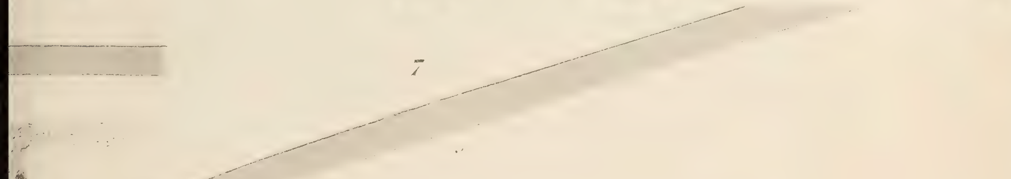
3



6


F
si
Nopt
NII
α
olm
NI
α

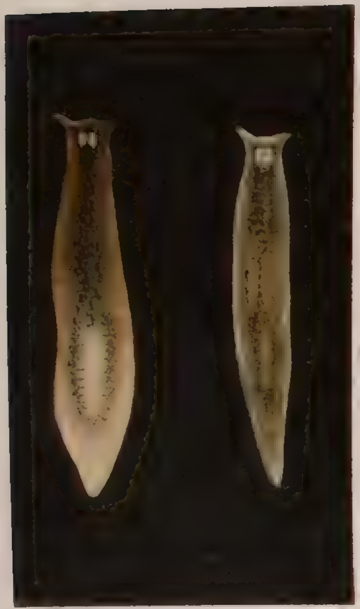

4
T
N II
N I
α
I²
Ncd²
Ncl³
Nm
N III
αn
N IV
mpst
N V
N VI
N VIII
N VII
si
Ncd¹
Ncd²
Nopt
co¹
v
cn
Ncd²
αn
Nld
Ncd¹
Ncd²
Ncd³


7
Ncd³
Y
mdv
V
y
XIII
mdv
α
si
V

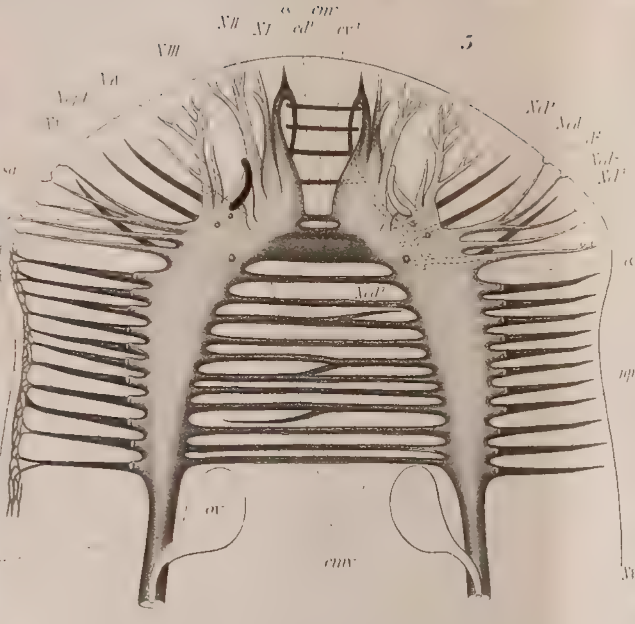
ngelmann, Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

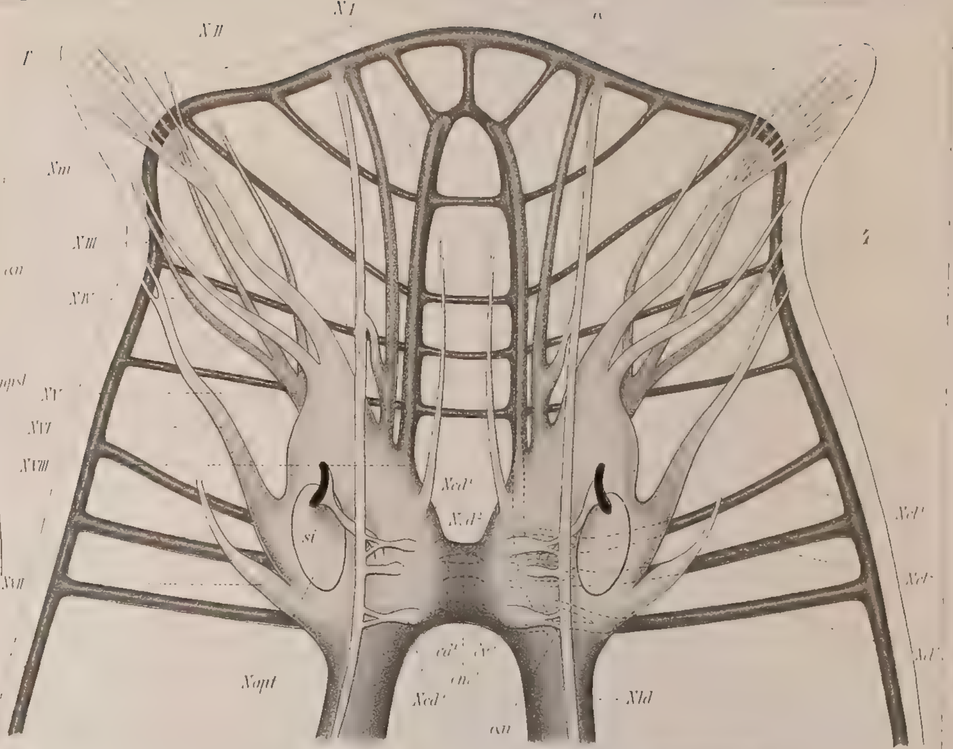
1 2



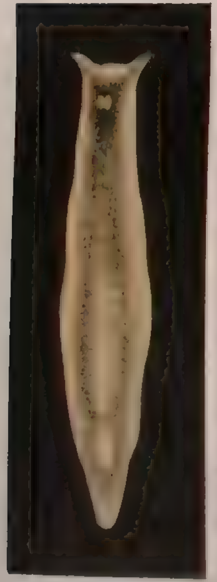
5


α
cm
XII
XI
cd'
cv'
VIII
Xd
Xd'
XI'
F
sa
sd
sd'
Xap
Xlv
XII
Xcd'
ov
cmv
cn
mpsl

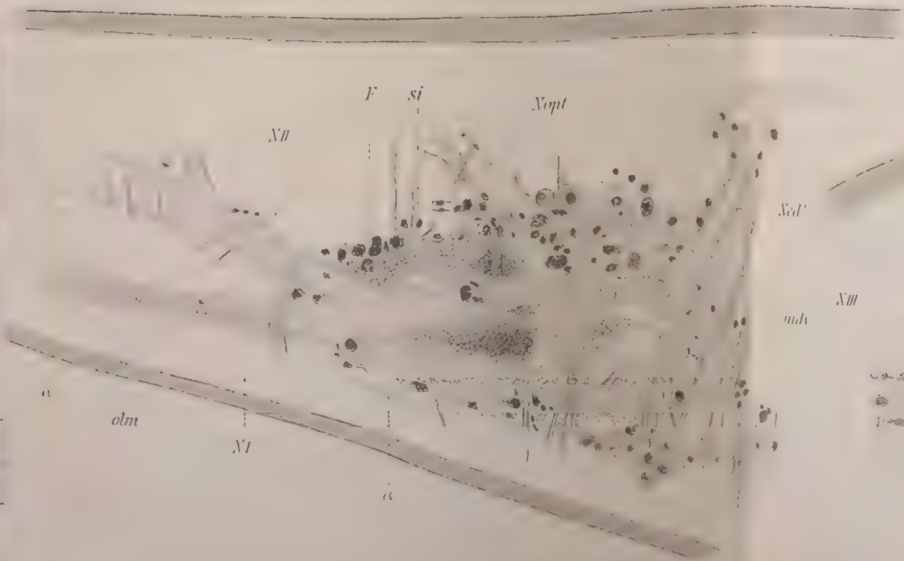
4


XI
XII
α
F
Xm
XIII
XIV
XV
XVI
XVIII
XII
Xcd
Xd'
si
Xcl'
Xopt
cd'
cv
cm
Xcd'
Xld
cn

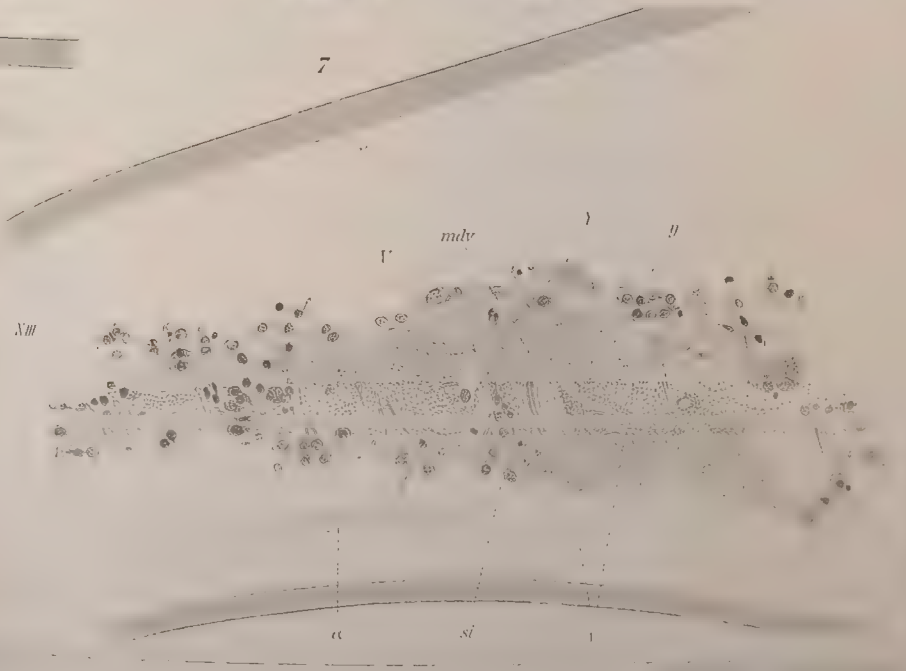
3



6

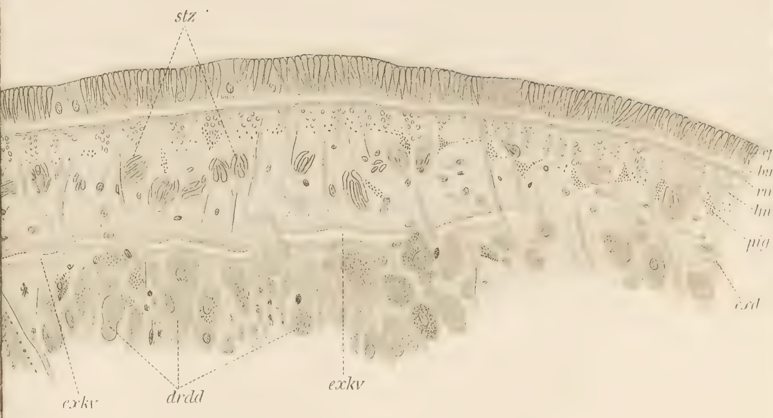

F
si
Xopt
XII
Xcd'
mdv
α
olm
XI
α

7


mdv
Y
y
V
XIII
α
si

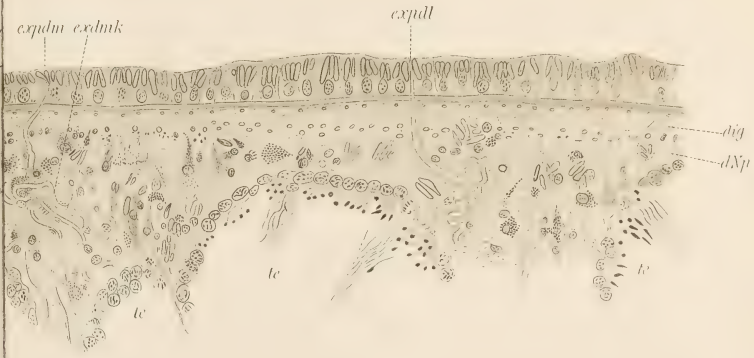
exdm
exdl
XV
kz
XVI
m

13

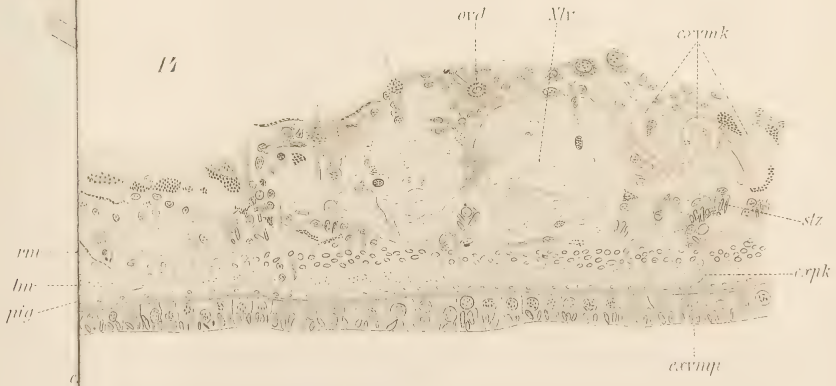

stz
ep
bm
rm
lm
pig
exd
exkv
drdd
exkv

9

16

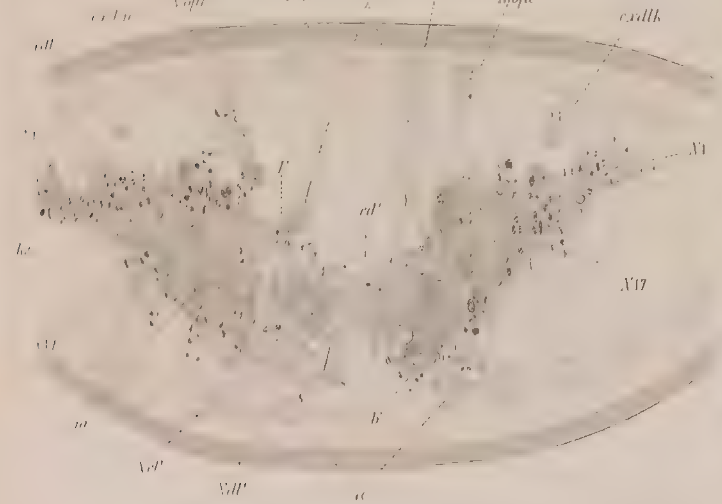

expdm
exdmk
expdl
dig
dNp
te
te
te

14

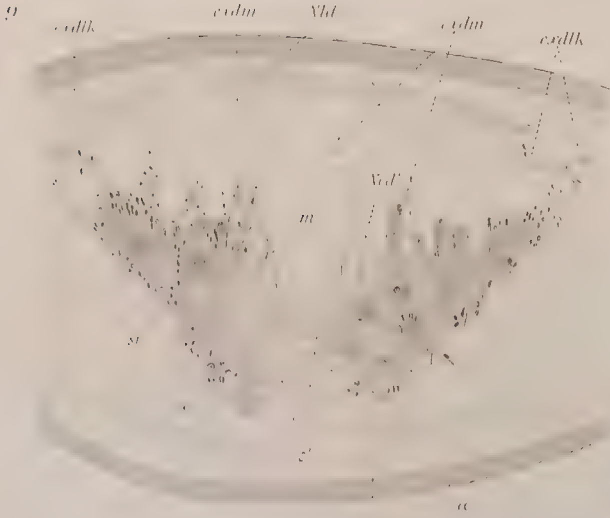

ovd
Nlv
exvmk
stz
expk
rm
bm
pig
exvmp

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

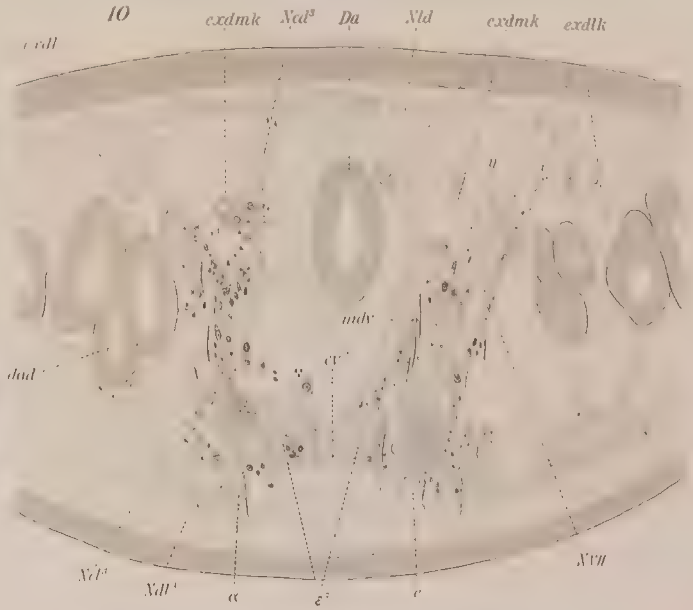
8


N.opt
Nld
Ncd¹
Nld
N.opt
cxdlk
cd¹
NVI
NVII
NcI¹
NdI¹
α

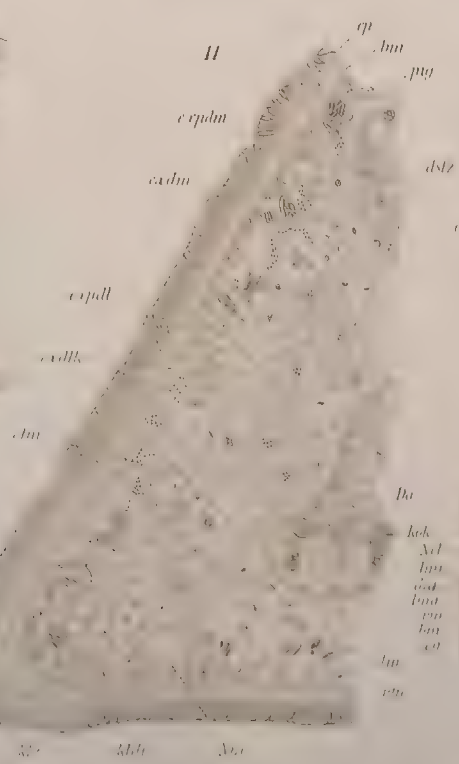
9


cxdlk
cxdm
Nld
cxdm
cxdlk
Ncd¹
m
α

10

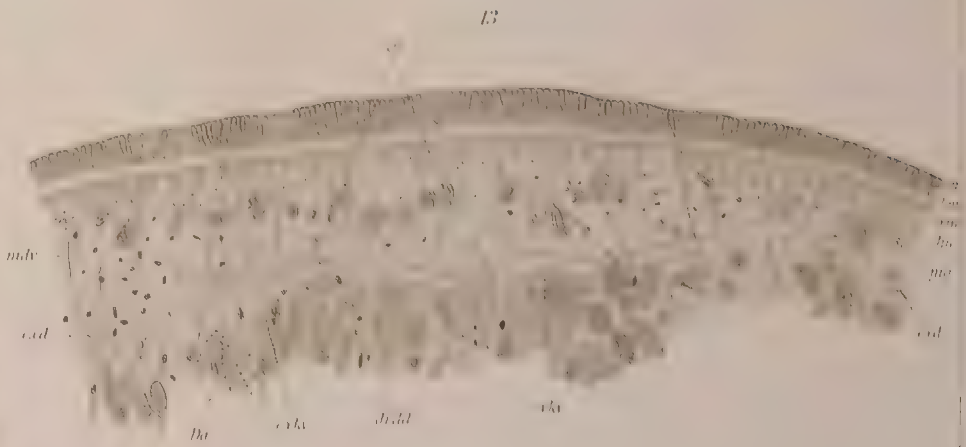

cxdl
cxdmk
Ncd³
Da
Nld
cxdmk
cxdlk
mdv
dad
NVII
Nd³
Ndl³
α
ε²
c

11

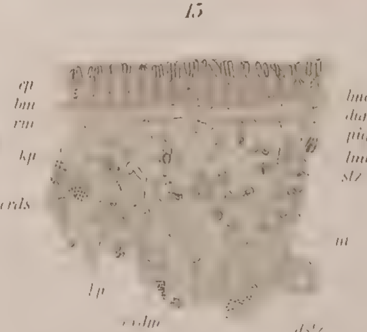

ep
bm
pig
cxpdm
cxdm
dstz
cxpdl
cxdlk
dm
Da
kck
Ncl
bm
rm
lmu
rm
bm
ep
bm
rm

12

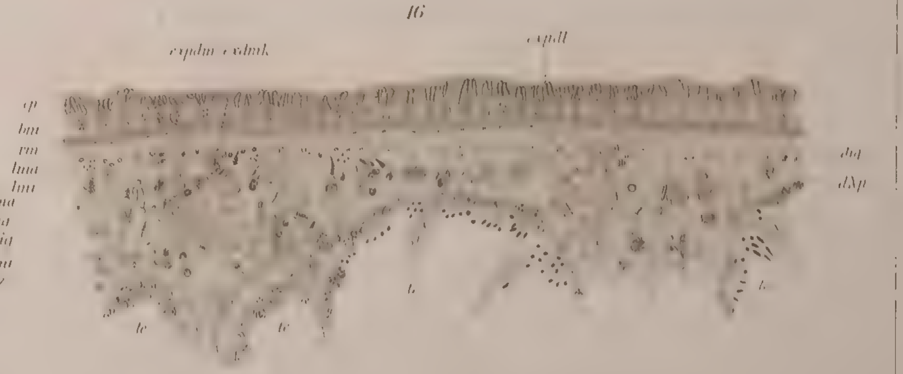
13


mdv
cxd
Da
dvdd
cxd
pig

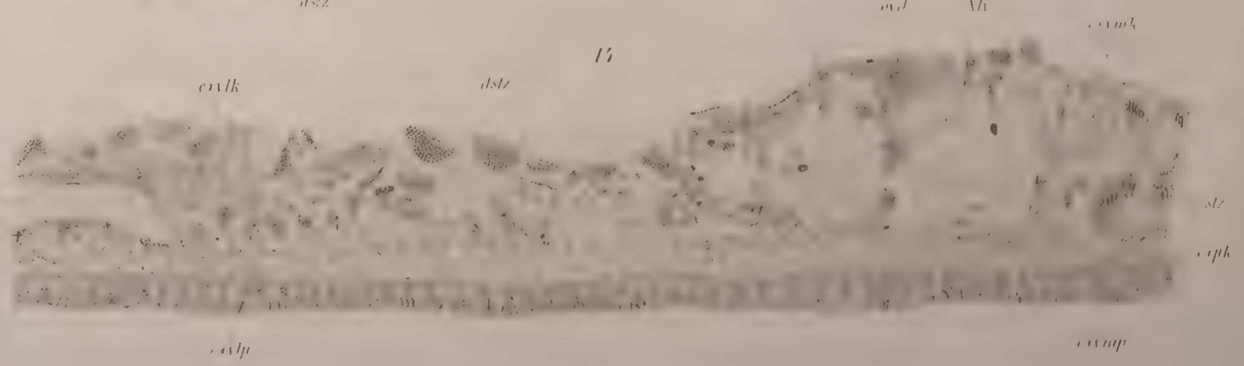
15


ep
bm
rm
kp
crds
bm
lmu
lmu
lma
dia
pig
lmu
stz
m
kp
cxdm
dstz

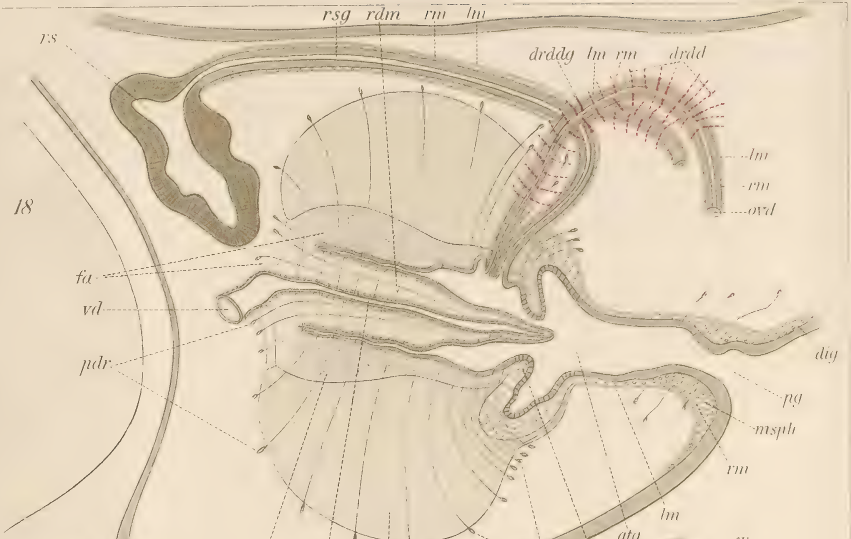
16


cxpdm
cxdmk
cxpdl
ep
bm
rm
lmu
lmu
dia
dkp
te
te
te

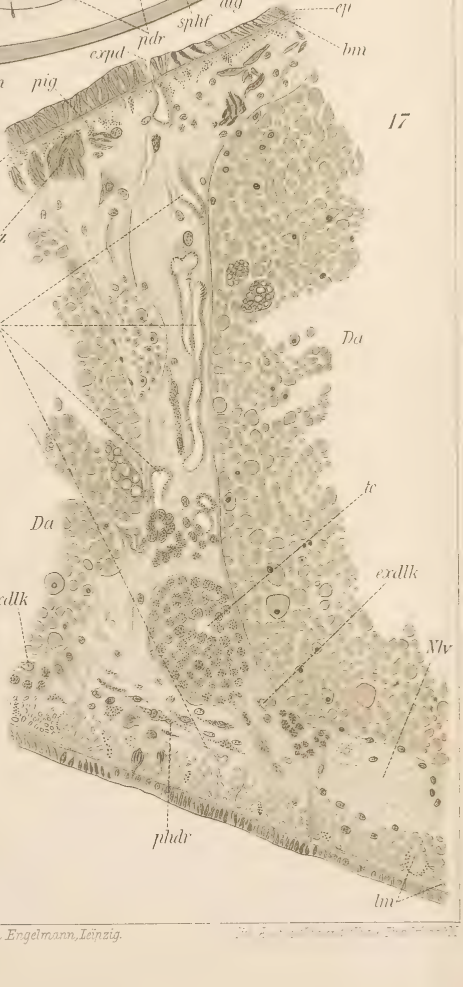
14


ovd
Nh
cxvmk
cxvlk
dstz
stz
cxpk
cxvlp
cxvmp

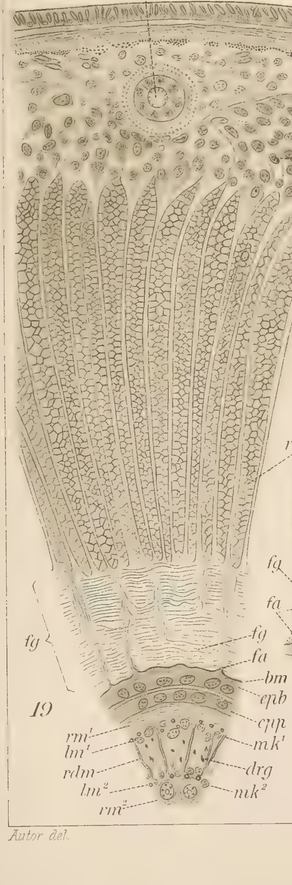
Verlag v. Wilhelm Engelmann, Leipzig.


rsg
rdm
rm
lm
rs
drddg
lm
rm
drdd
lm
rm
ovd
fa
vd
pdr
dig
pg
msph
rm
lm
atg
sphf
pdr
mu
fg
dcv
rlm

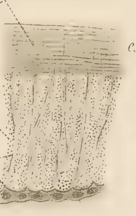
18


ep
bm
expd
pig
rm
stz
exdlk
Da
Da
te
exdlk
exdlk
Nlv
phdr
lm

17

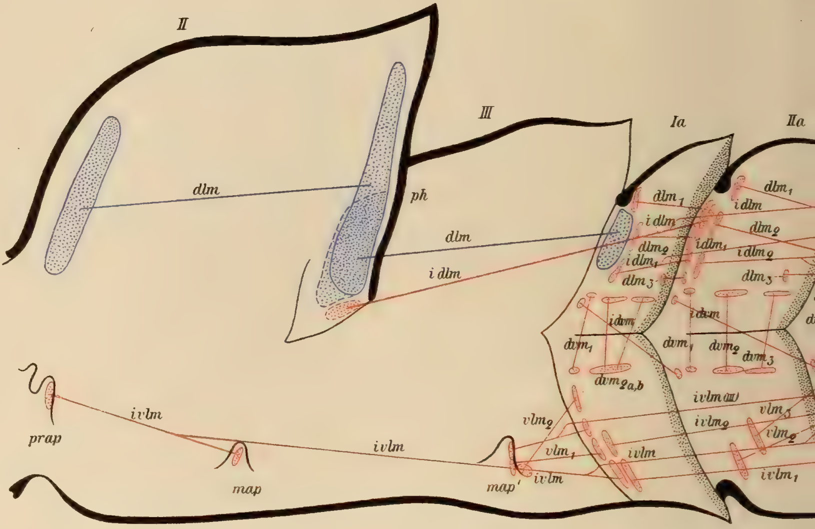

rsg
lm
pig
mK
pdr
rlm
fg
fg
fa
bm
epb
cpp
rm^1
lm^1
rdm
lm^2
rm^2
mk^1
drg
mk^2

19



20

Autor del.
Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.


II
III
Ia
IIa
dlm
ph
dlm
i dlm
dlm_1
i dlm
dlm_2
$i\,dlm_1$
dlm_3
dlm_1
i dlm
dlm_2
$idlm_1$
$i\,dlm_2$
dlm_3
idvm
idvm
dvm_1
dvm_1
dvm_2
dvm_3
$dvm_{2a,b}$
ivlm (III)
$ivlm_2$
vlm_3
vlm_2
vlm_2
vlm_1
ivlm
ivlm
$ivlm_1$
prap
ivlm
map
ivlm
map'

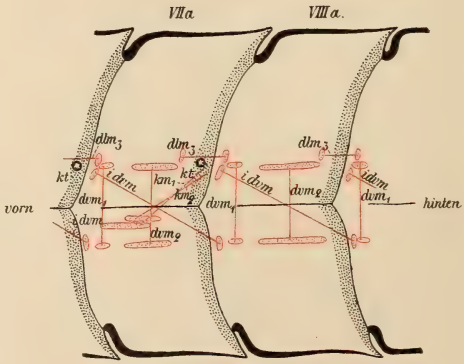
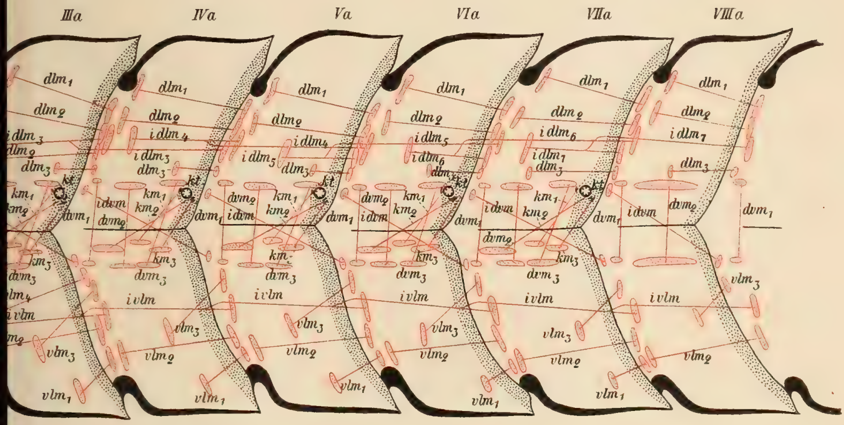

VIIa
VIIIa.
dlm_3
dlm_3
dlm_3
kt
kt
i dvm
km_1
km_2
i dvm
dvm_2
idvm
dvm_1
dvm_1
dvm_1
vorn
hinten
i dvm
dvm_2

Fig. 2.

Verlag von Wilhe


IIIa
IVa
Va
VIa
VIIa
VIIIa
dlm_1
dlm_2
dlm_3
$i\,dlm_3$
$i\,dlm_4$
$i\,dlm_5$
$i\,dlm_6$
$i\,dlm_7$
$kt.$
km_1
km_2
km_3
dvm_1
dvm_2
dvm_3
$i\,dvm$
$i\,vlm$
vlm_1
vlm_2
vlm_3
vlm_4

g. 1.

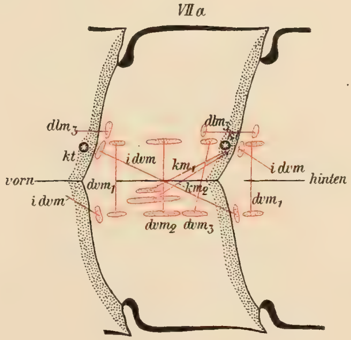

VIIa
dlm_3
$kt.$
vorn
$i\,dvm$
dvm_1
km_1
km_2
dvm_2
dvm_3
hinten

Fig. 3.

mann in Leipzig.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

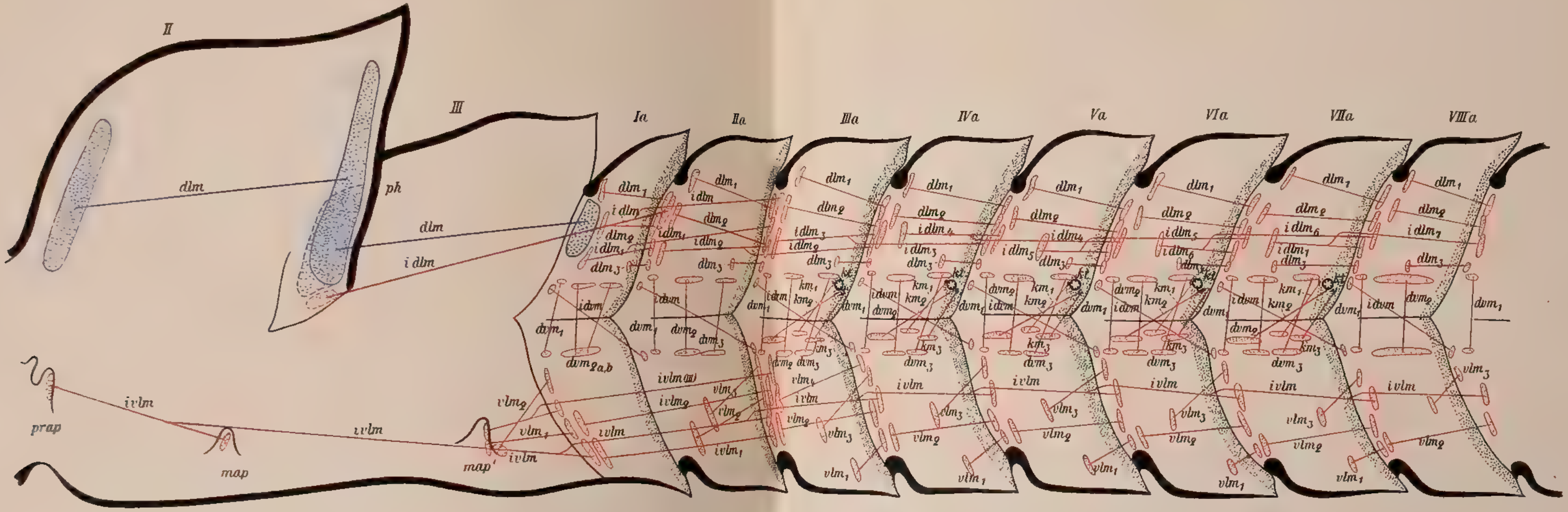

II
III
Ia
IIa
IIIa
IVa
Va
VIa
VIIa
VIIIa
dlm
i dlm
ph
dlm₁
dlm₂
dlm₃
i dlm₁
i dlm₂
i dlm₃
i dlm₄
i dlm₅
i dlm₆
i dlm₇
idvm
dvm₁
dvm₂
dvm₃
dvm₂a,b
km₁
km₂
kt
ivlm
ivlm(a)
vlm₁
vlm₂
vlm₃
prap
map
map'

Fig. 1.

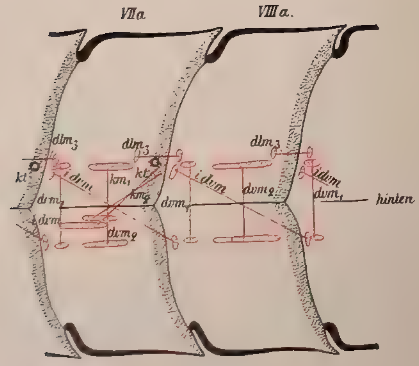

VIIa
VIIIa.
dlm₃
kt
idvm
km₁
km₂
dvm₁
dvm₂
vorn
hinten

Fig. 2.

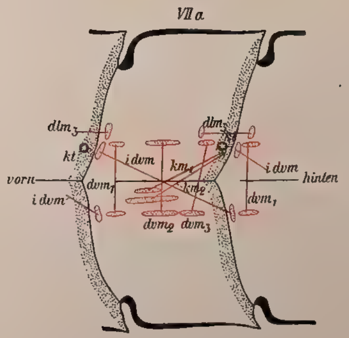

VIIa
dlm₃
kt
idvm
km₁
km₂
dvm₁
dvm₂
dvm₃
vorn
hinten

Fig. 3.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

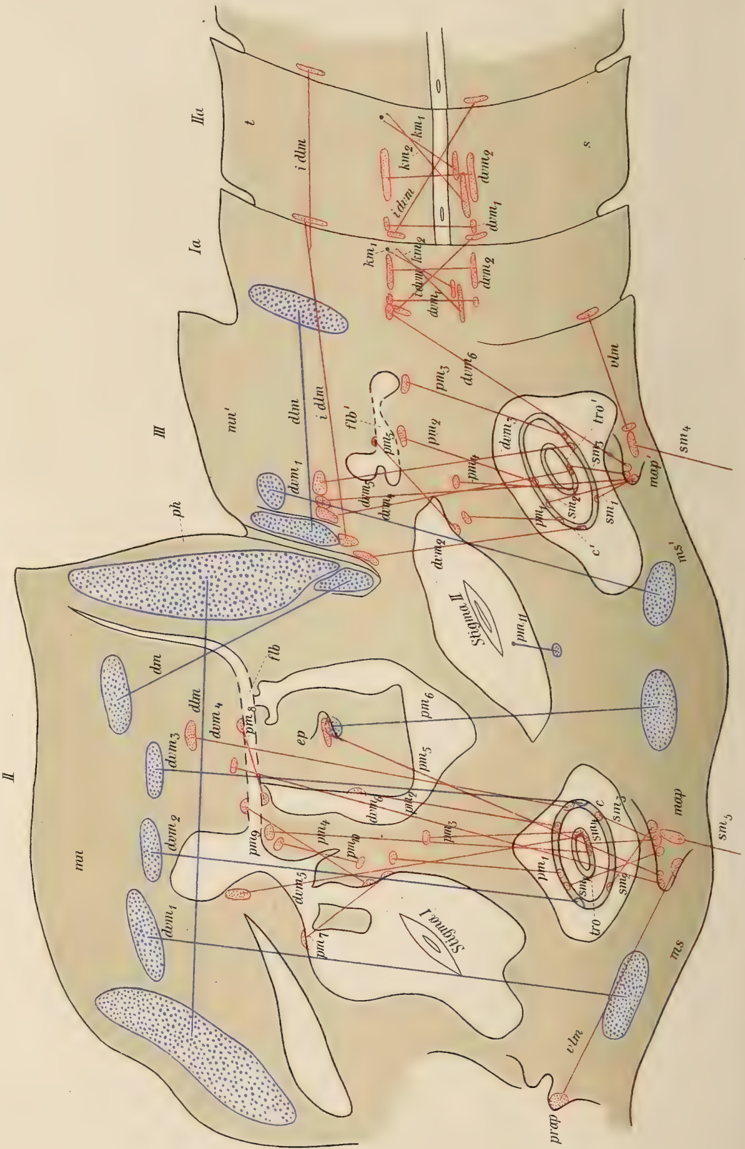

IIa
t
s
i dlm
km1
km2
dvm2
dvm1
i dvm
Ia
km1
km2
i dvm
dvm1
dvm2
vlm
III
mn'
dlm
i dlm
flb'
pm3
pm2
pm5
pm4
dvm6
dvm3
tro'
sm3
sm4
map'
dvm1
dvm5
dvm4
pm1
sm2
sm1
c'
ms'
ph
dvm2
Stigma II
pm11
dm
flb
dlm
dvm4
pm8
ep
pm6
pm5
pm2
dvm6
pm3
II
mn
dvm3
dvm2
dvm1
pm9
pm4
pm10
dvm5
pm7
Stigma I
c
sm3
sm4
pm1
sm1
sm2
tro
map
sm5
ms
vlm
præp

Fig. 1

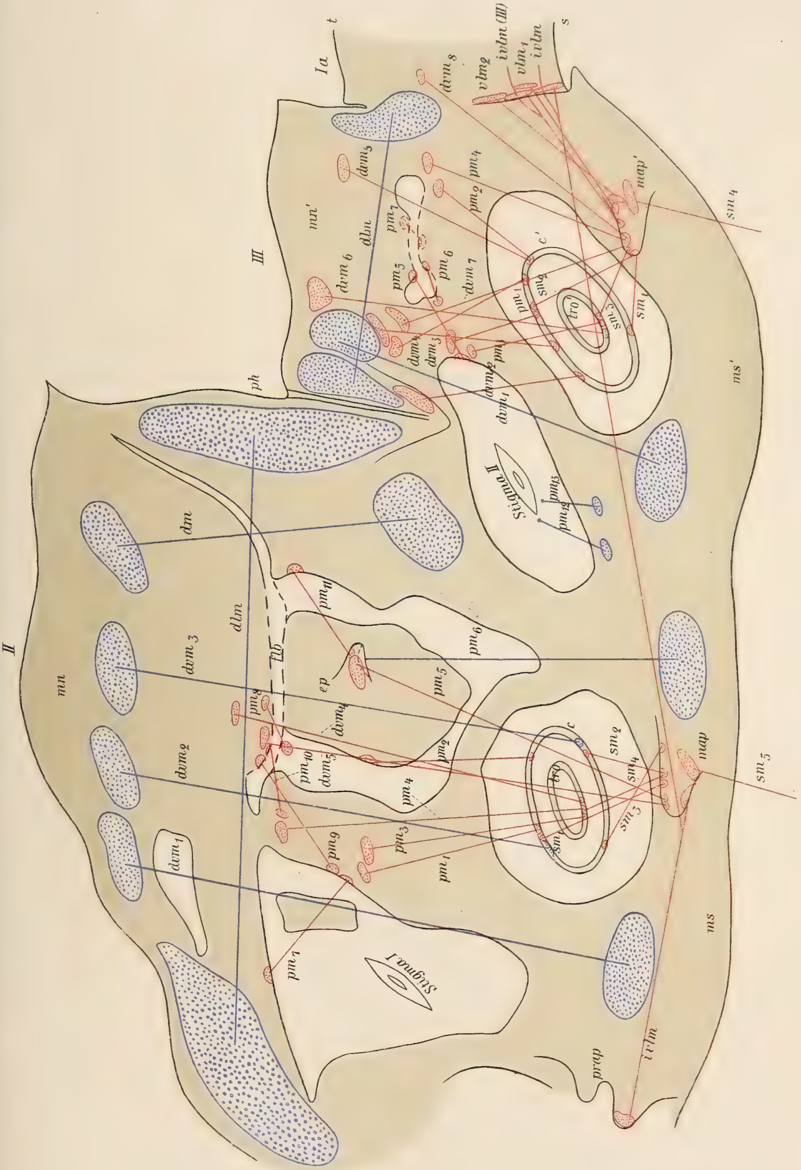

t
Ia
s
ivlm (III)
vlm$_1$
ivlm
vlm$_2$
dvm$_8$
dvm$_5$
pm$_4$
pm$_2$
pm$_7$
mn'
dlm
III
dvm$_6$
pm$_5$
pm$_6$
dvm$_7$
c'
sm$_4$
map'
sm$_2$
sm$_3$
sm$_1$
tro'
pm$_1$
pm$_3$
dvm$_4$
dvm$_3$
dvm$_2$
dvm$_1$
ph
ms'
Stigma II
pm$_3$
pm$_2$
dm
dlm
pm$_{11}$
pm$_6$
pm$_5$
ep
Tb
pm$_8$
dvm$_3$
mn
II
dvm$_4$
pm$_{10}$
dvm$_5$
pm$_2$
pm$_4$
dvm$_2$
c
sm$_2$
sm$_4$
sm$_3$
sm$_1$
tro
map
sm$_5$
pm$_9$
pm$_3$
pm$_1$
dvm$_1$
ms
pm$_7$
Stigma I
prap
ivlm

Fig. 2.

nn in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

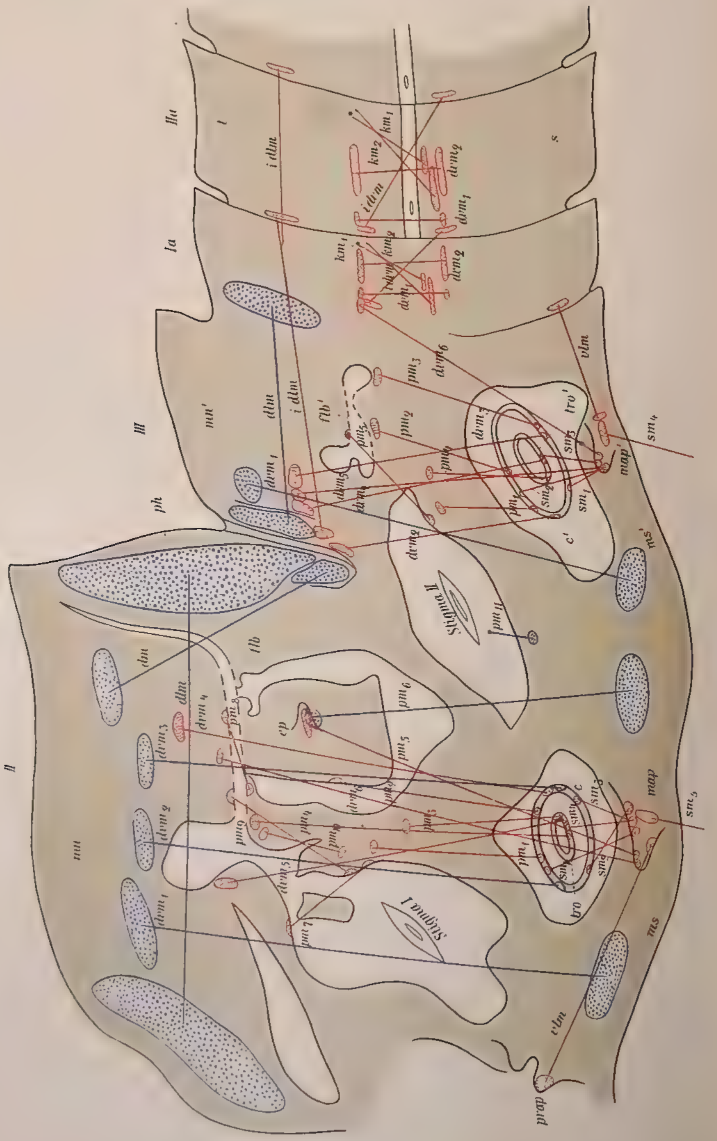

IIa
Ia
III
II
ph
t
s
i dlm
dlm
vdvm
km₁
km₂
dvm₁
dvm₂
dvm₃
dvm₄
dvm₅
dvm₆
dvm₉
mn
mn'
ms
ms'
flb
flb'
ep
c
c'
tro
tro'
vlm
pm₁
pm₂
pm₃
pm₄
pm₅
pm₆
pm₇
pm₈
pm₉
pm₁₁
sm₁
sm₂
sm₃
sm₄
sm₅
map
map'
prap
Stigma I
Stigma II

Fig. 1.

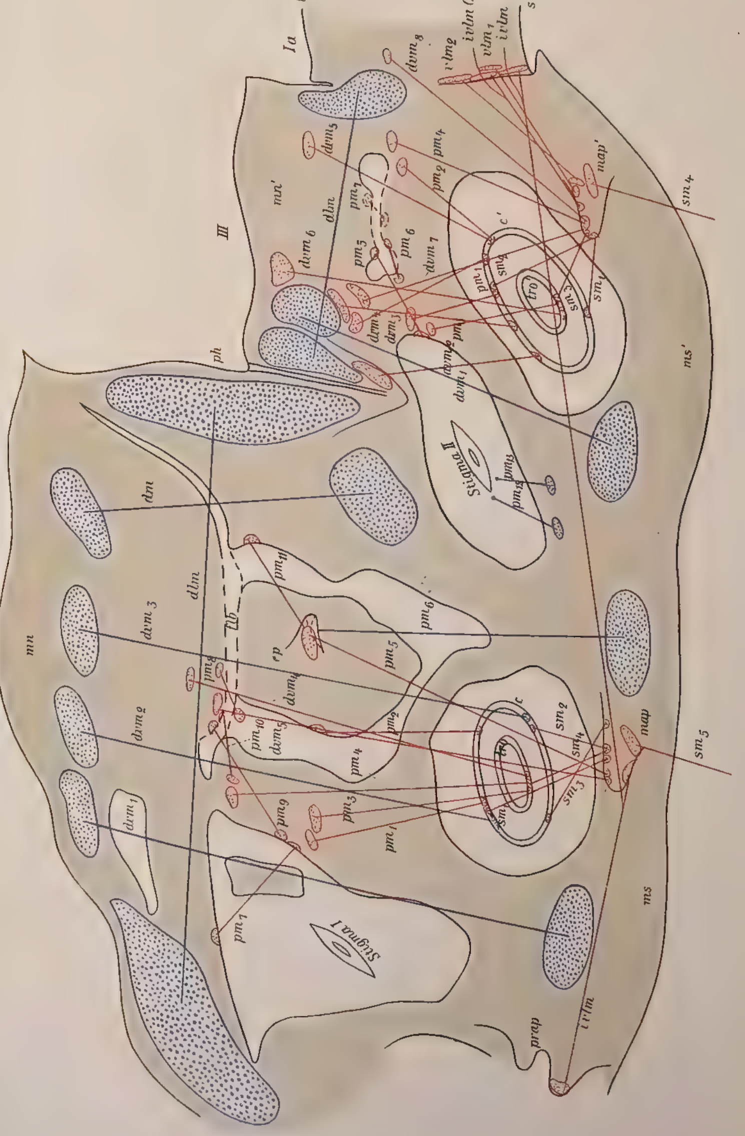

Ia
t
s
III
II
ph
dlm
dvm₁
dvm₂
dvm₃
dvm₄
dvm₅
dvm₆
dvm₇
dvm₈
ivlm (III)
vlm₁
vlm₂
ivlm
mn
mn'
ms
ms'
flb
ep
c
c'
tro
pm₁
pm₂
pm₃
pm₄
pm₅
pm₆
pm₇
pm₈
pm₉
pm₁₀
pm₁₁
sm₁
sm₂
sm₃
sm₄
sm₅
map
map'
prap
Stigma I
Stigma II

Fig. 2.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

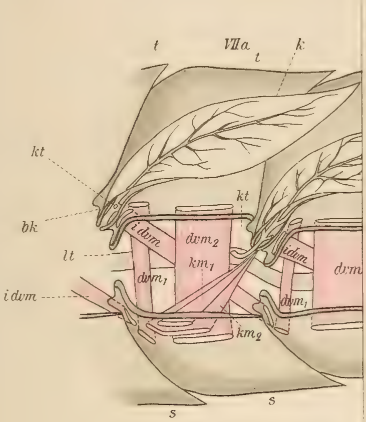

t
VIIa
t
k
kt
bk
lt
idvm
idvm
dvm_2
km_1
dvm_1
kt
idvm
dvm
dvm_1
km_2
s
s

Fig. 1

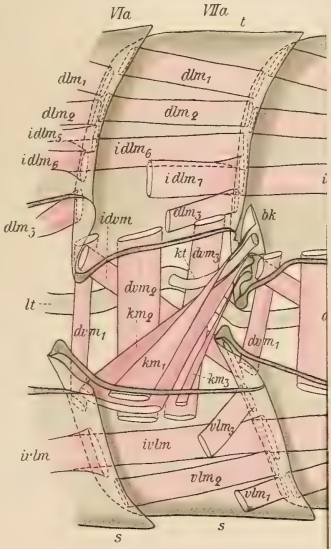

VIa
VIIa
t
dlm_1
dlm_1
dlm_2
dlm_2
$idlm_5$
$idlm_6$
$idlm_6$
$idlm_7$
i
dlm_3
idvm
dlm_3
bk
kt
dvm_3
lt
dvm_2
km_2
dvm_1
km_1
km_3
dvm_1
vlm_3
ivlm
irlm
vlm_2
vlm_1
s
s

Fig. 4.

Dürken gez.

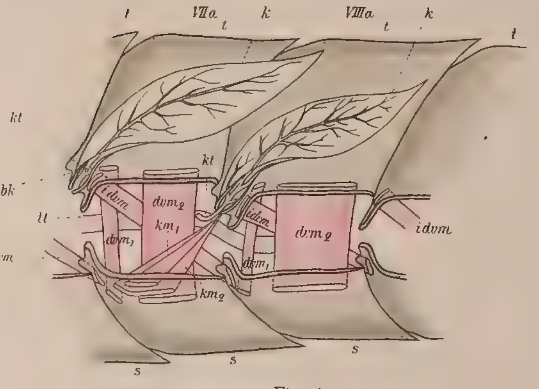

t
VIIa
t
k
VIIIa
t
k
t
kt
bk
lt
idvm
kt
idvm
dvm2
km1
dvm1
idvm
dvm2
dvm1
idvm
km2
s
s
s

Fig. 1.

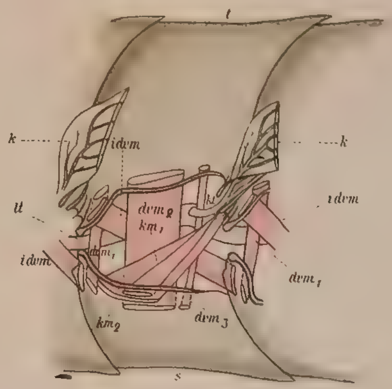

t
k
idvm
k
idvm
lt
dvm2
km1
idvm
dvm1
dvm1
km2
dvm3
s

Fig. 2.

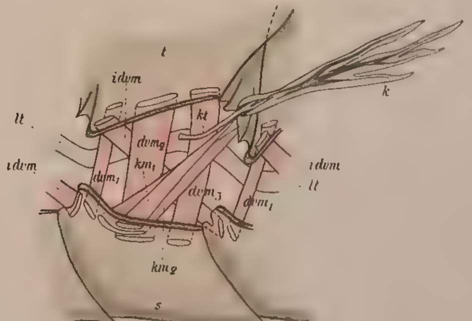

t
idvm
kt
k
lt
dvm2
km1
idvm
idvm
lt
dvm1
dvm3
dvm1
km2
s

Fig. 3.

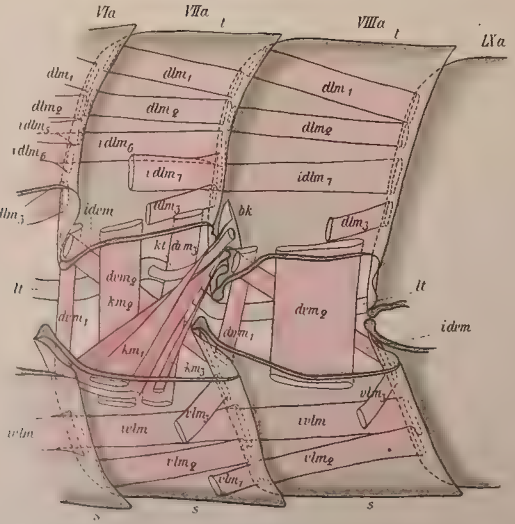

VIa
VIIa
t
VIIIa
t
IXa
dlm1
dlm1
dlm1
dlm2
dlm2
dlm2
idlm5
idlm6
idlm6
idlm7
idlm7
dlm3
idvm
dlm3
bk
dlm3
kt
dvm3
lt
dvm2
km2
lt
dvm2
dvm1
dvm1
idvm
km1
km3
vlm3
vlm3
ivlm
ivlm
ivlm
vlm2
vlm2
vlm1
s
s
s

Fig. 4.

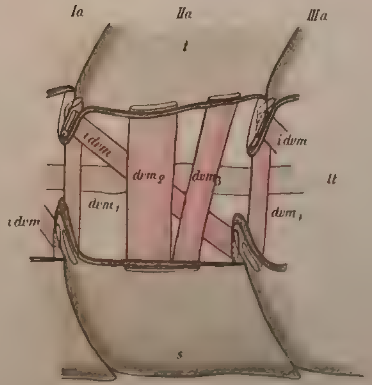
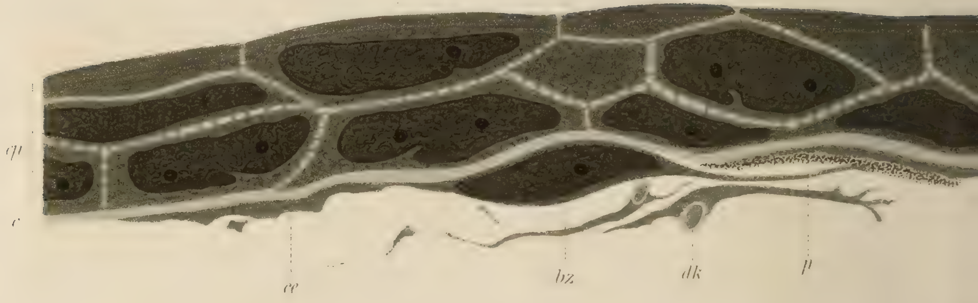

Ia
IIa
IIIa
t
idvm
idvm
dvm2
dvm3
lt
dvm1
dvm1
idvm
s

Fig. 5.

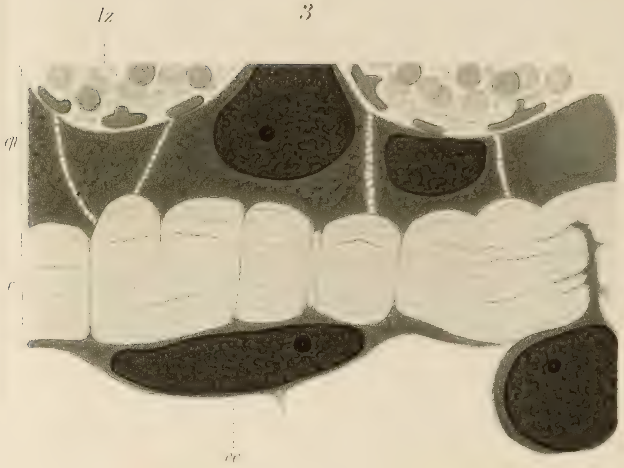
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

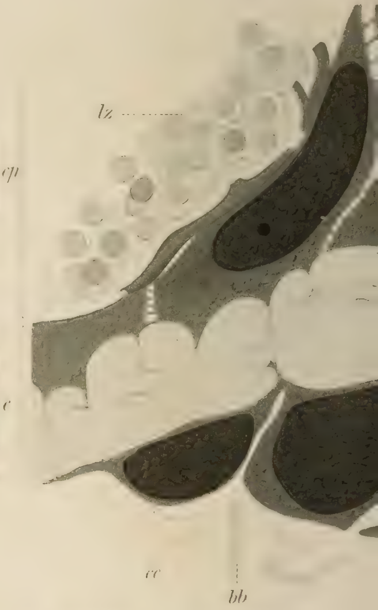
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

1

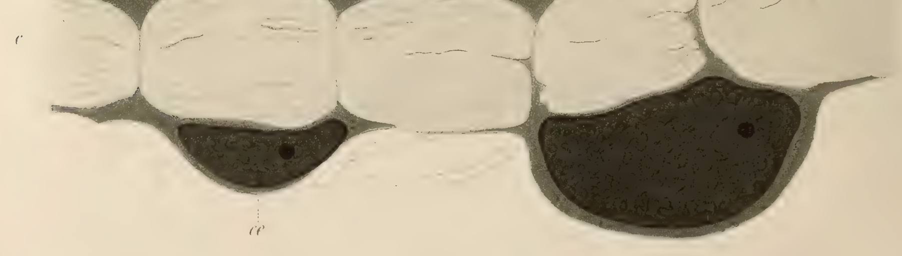

ep
c
ce
bz
dk
p

3

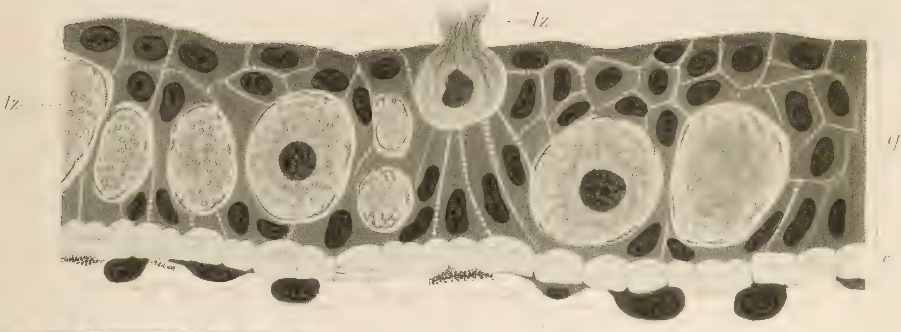




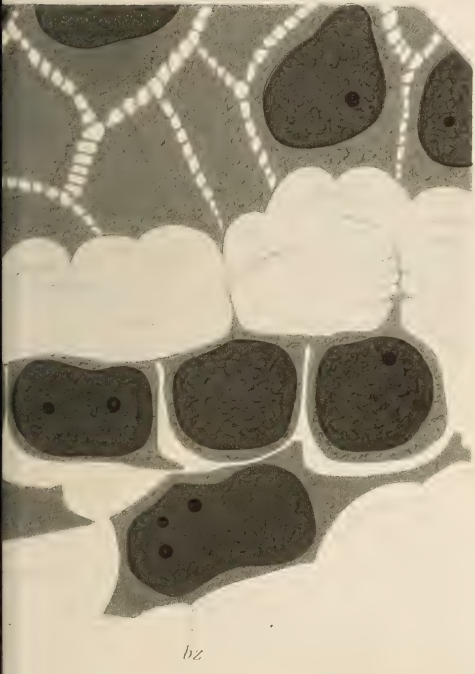
5



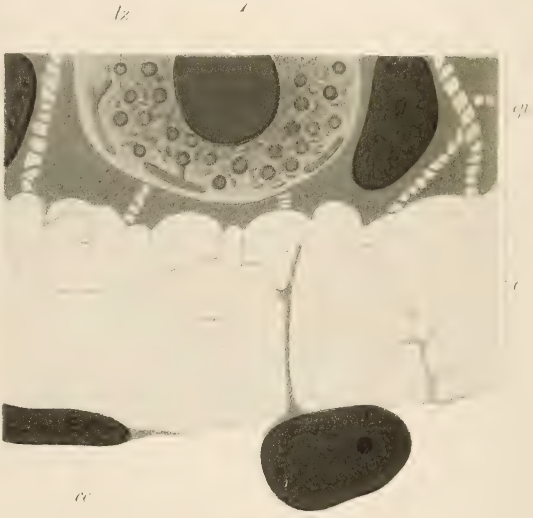
2


lz
lz
ep
c
p
cc

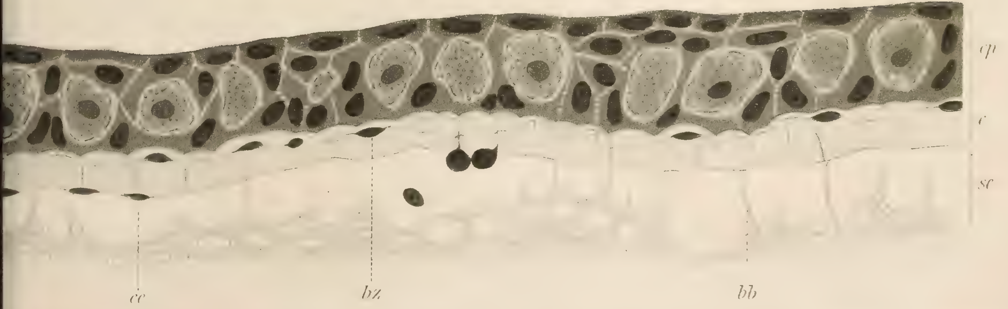
4



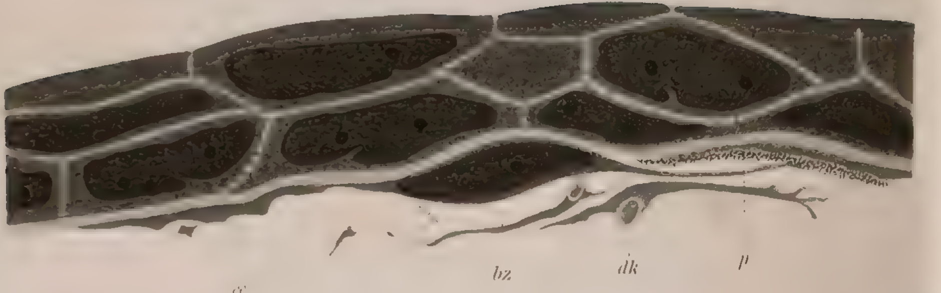
7



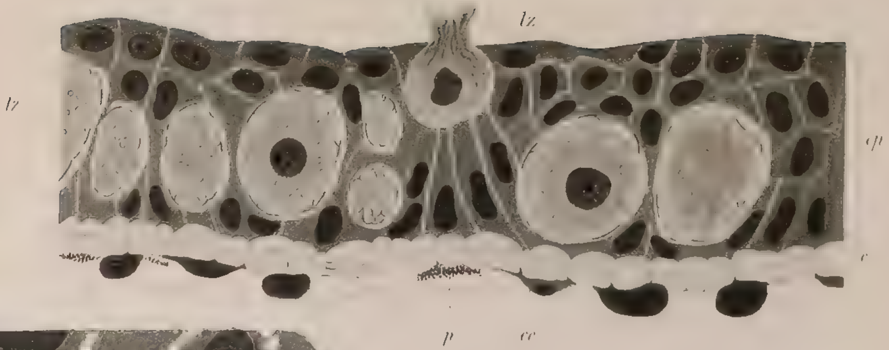
6


ep
c
sc
cc
bz
bb

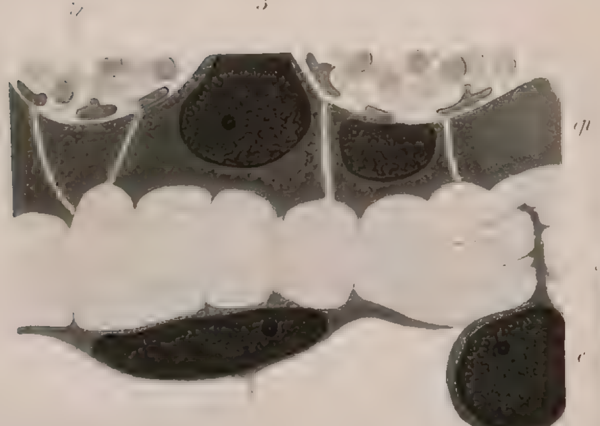
1


ce
bz
dk
p

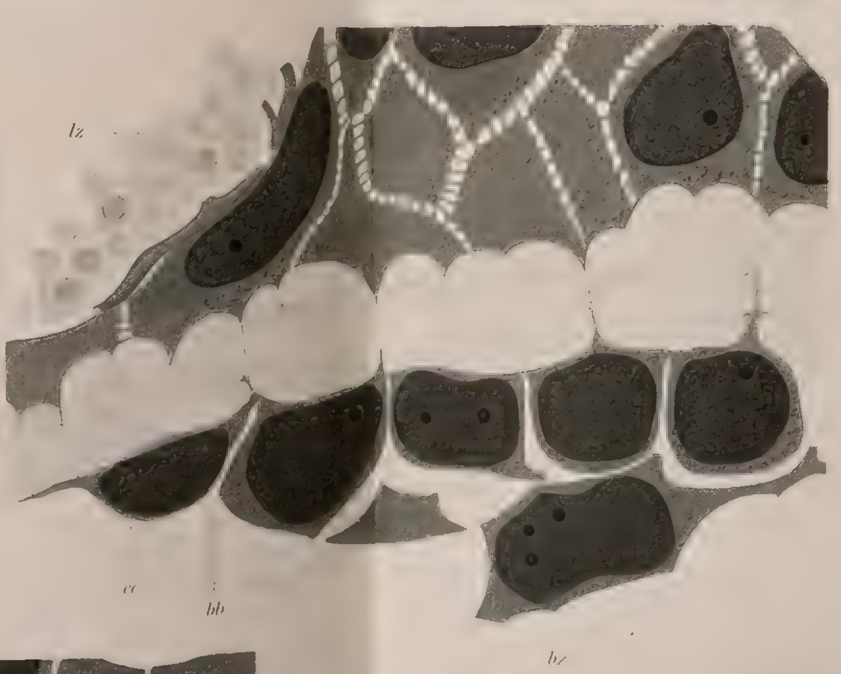
2


lz
lz
ep
c
p
ce

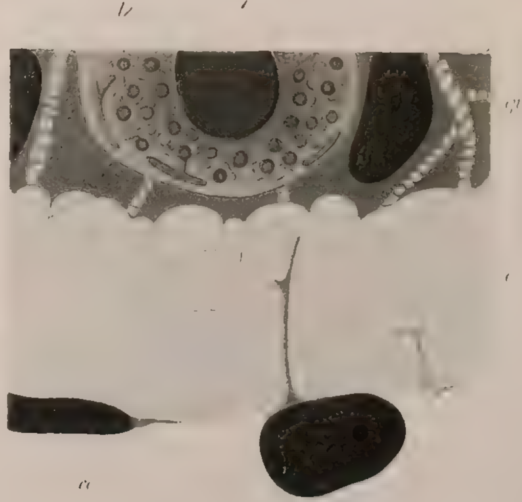
3


lz
ep
c
ce

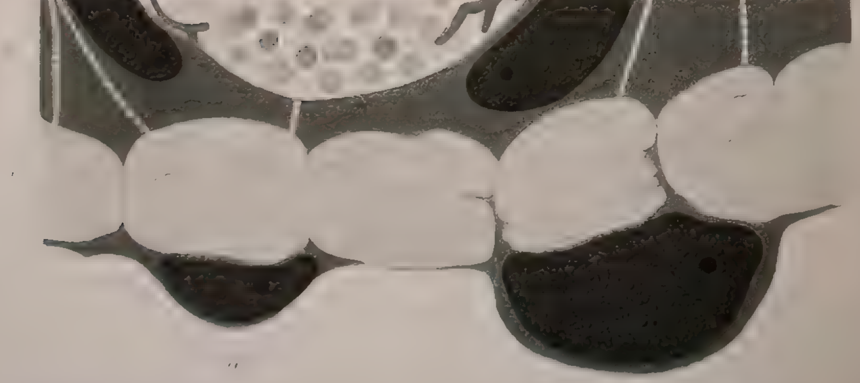
4


lz
ce
bb
bz

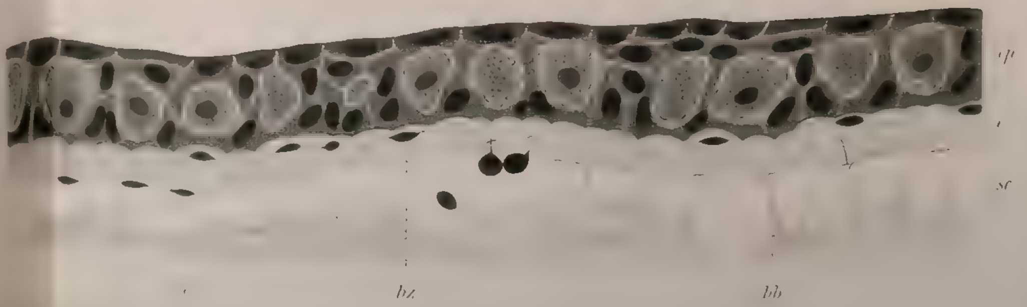
7


lz
ep
c
ce

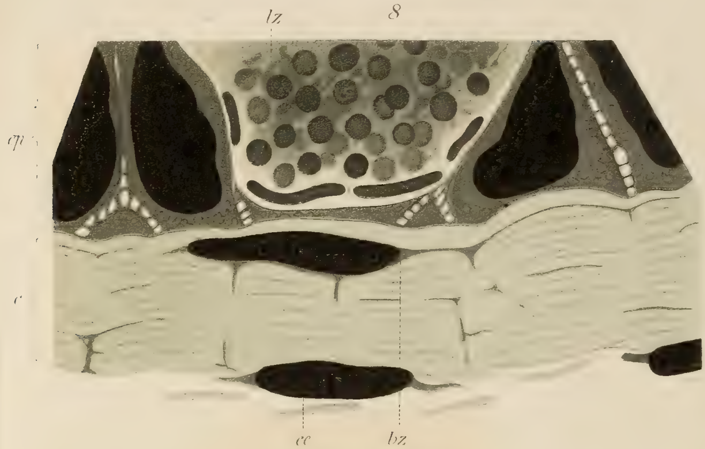
5


lz
c
ce

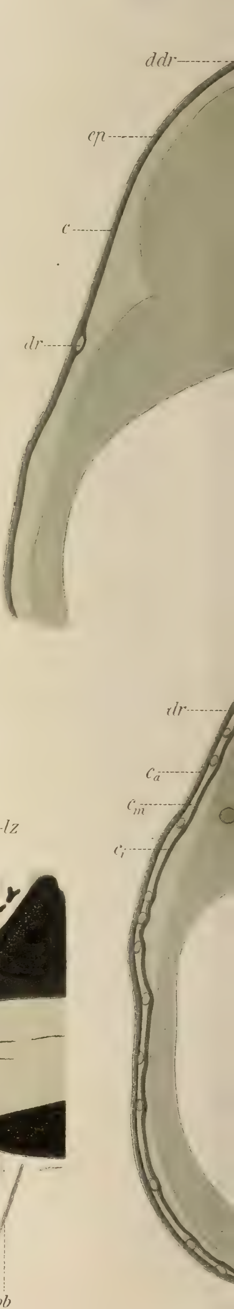
6


ep
c
sc
c
bz
bb

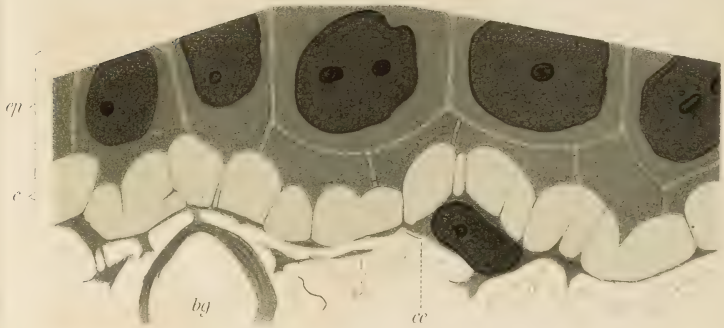
8



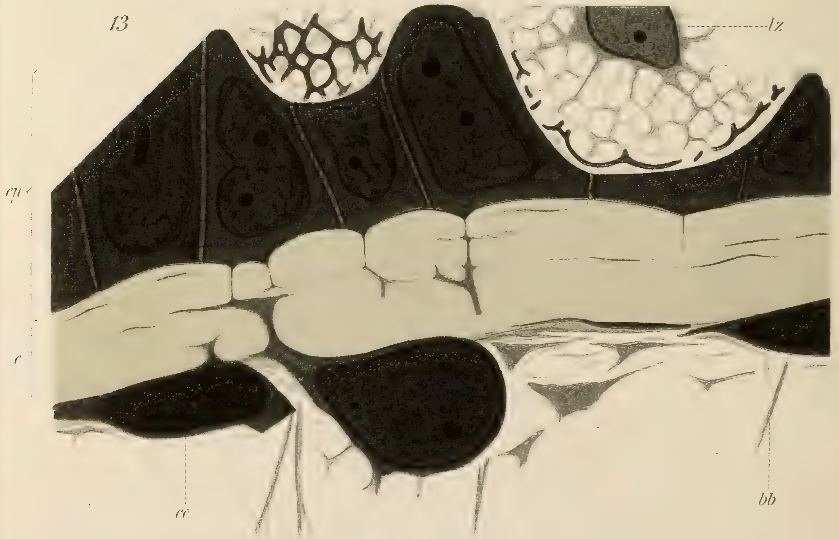
10


ddr
ep
c
dr
dr
c_a
c_m
c_i

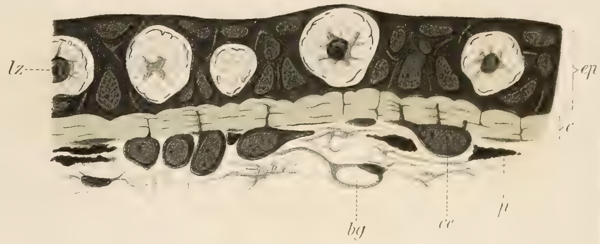
9



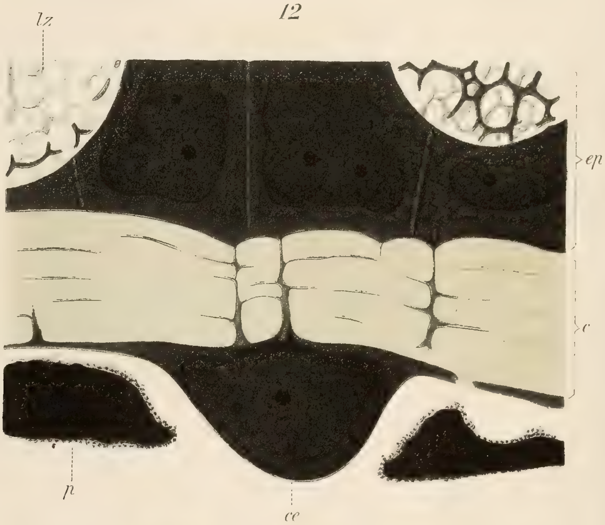
13



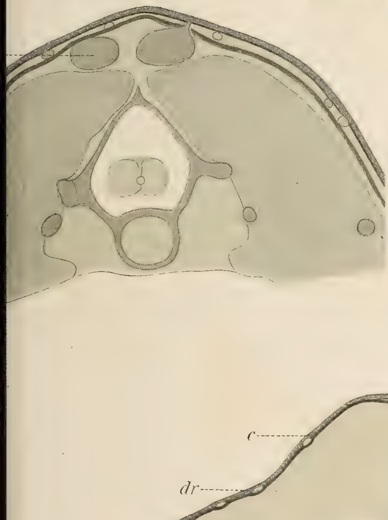
11


lz
ep
c
bg
ce
p

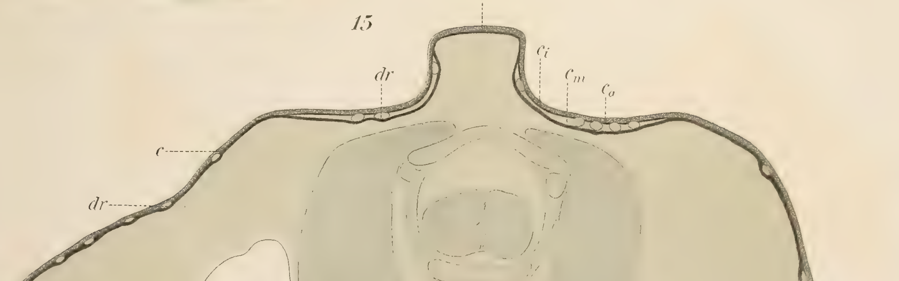
12



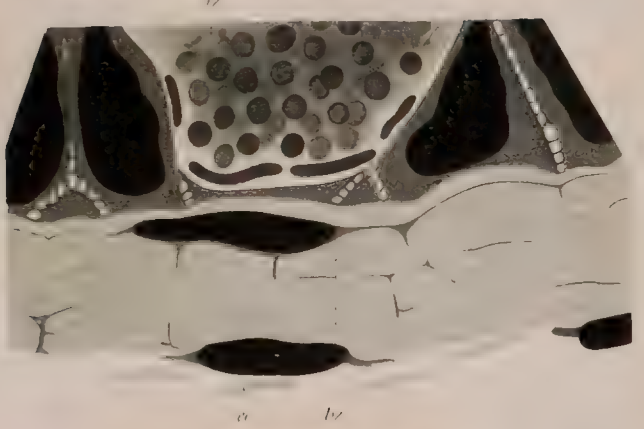
14



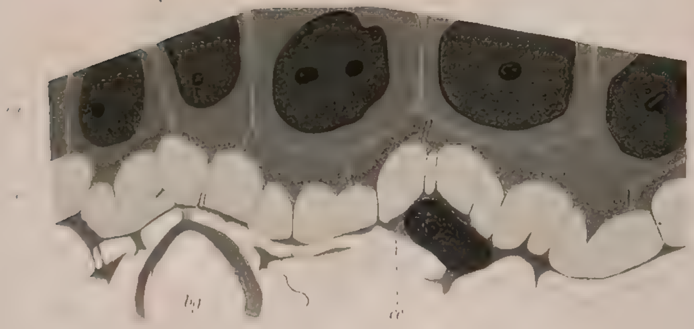
15


c
ci
dr
cm
co
c
dr

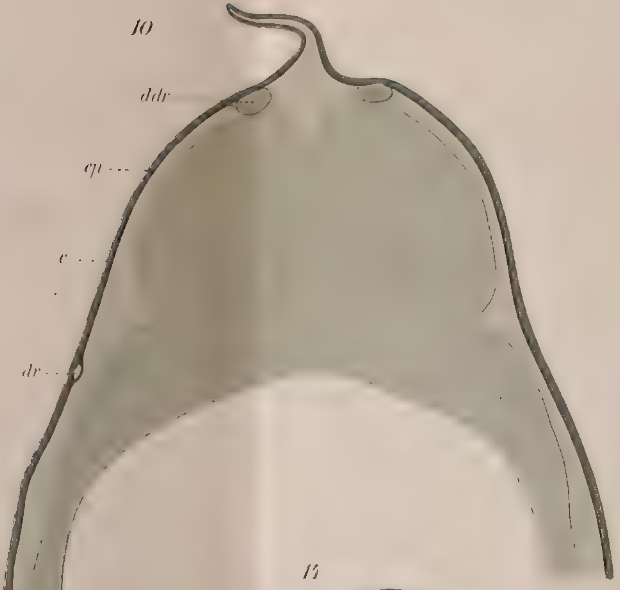
8



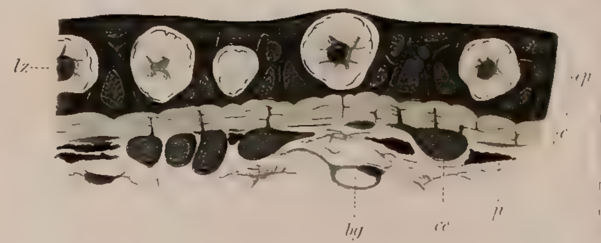
9



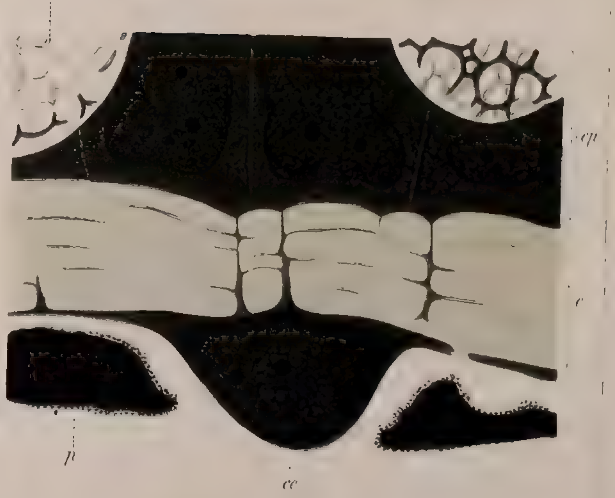
10



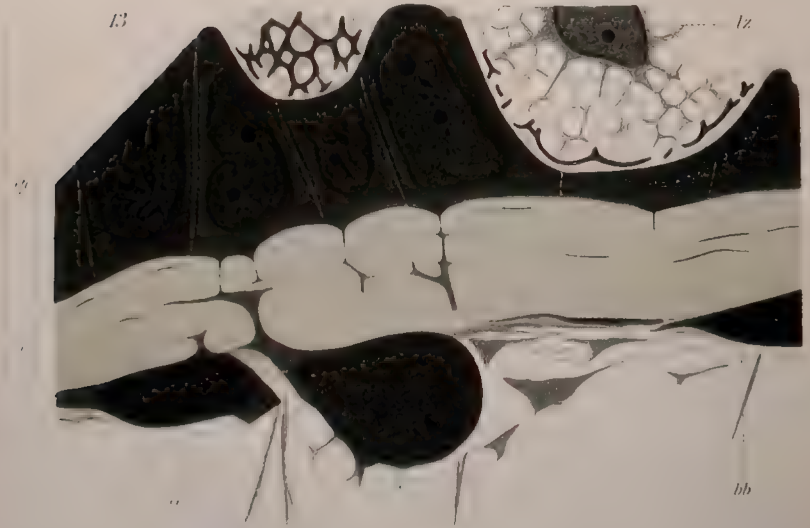
11


lz
ep
c
bg
ce
p

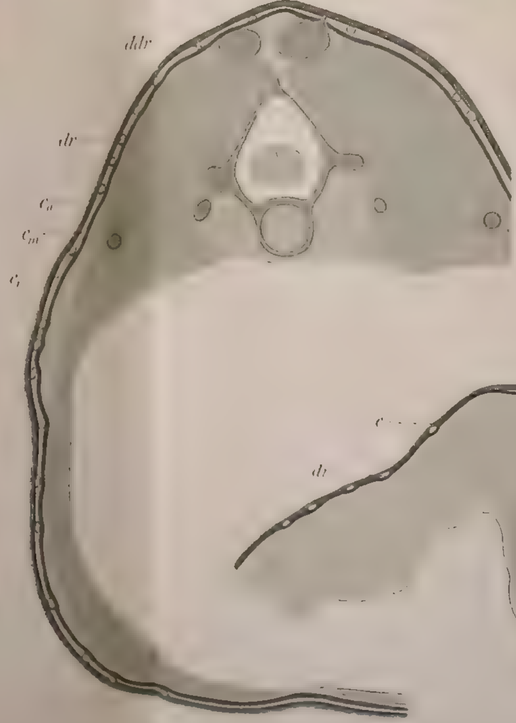
12



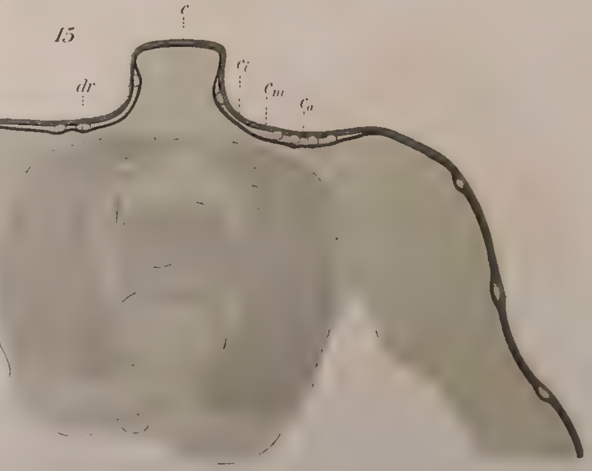
13



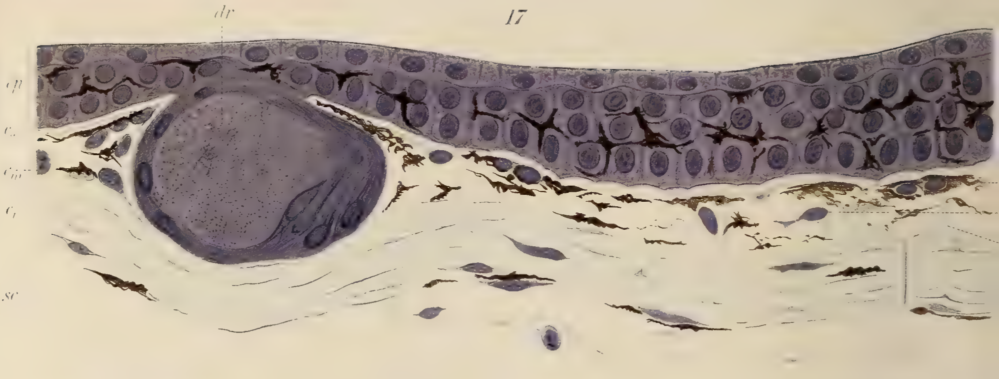
14


ddr
dr
c_a
c_m
c_i

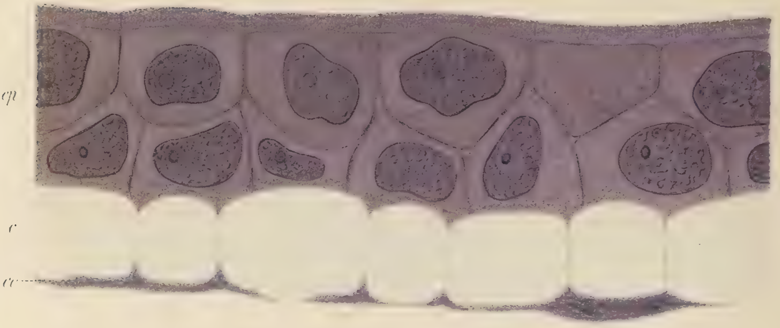
15

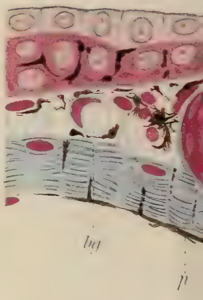

c
dr
c_i
c_m
c_a
c
dr

17

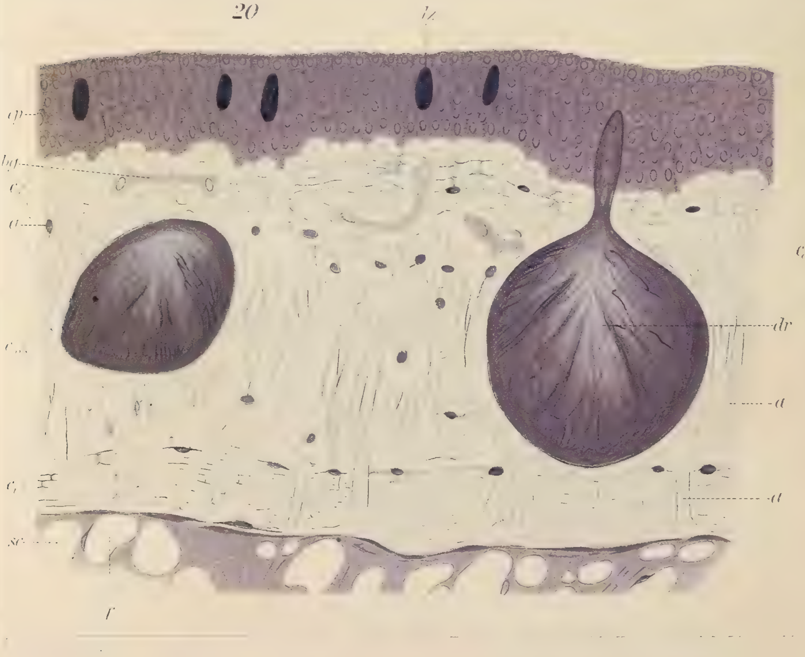

dr
ep
c
cm
c1
sc

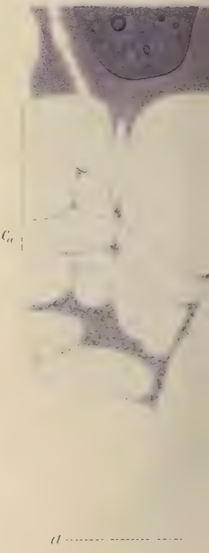
19



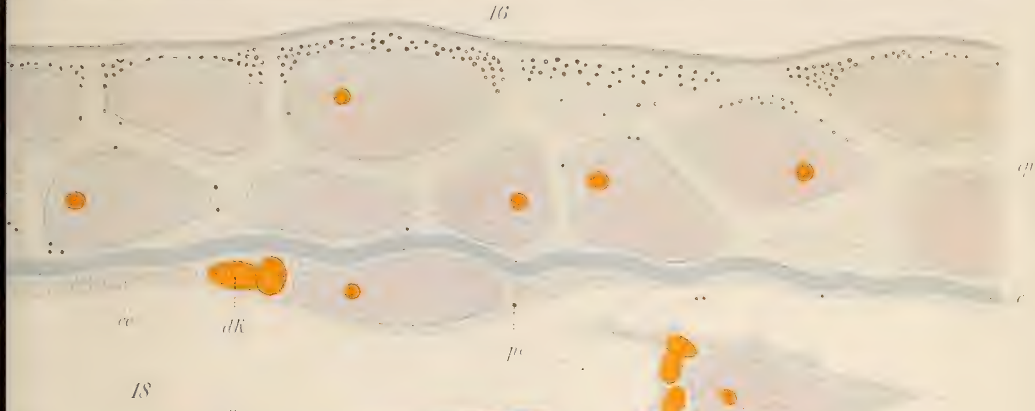


20

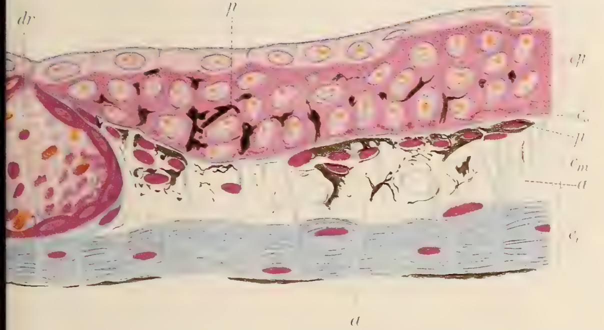

lz
ep
bg
c1
a
c
dr
a
c1
a
sc
f



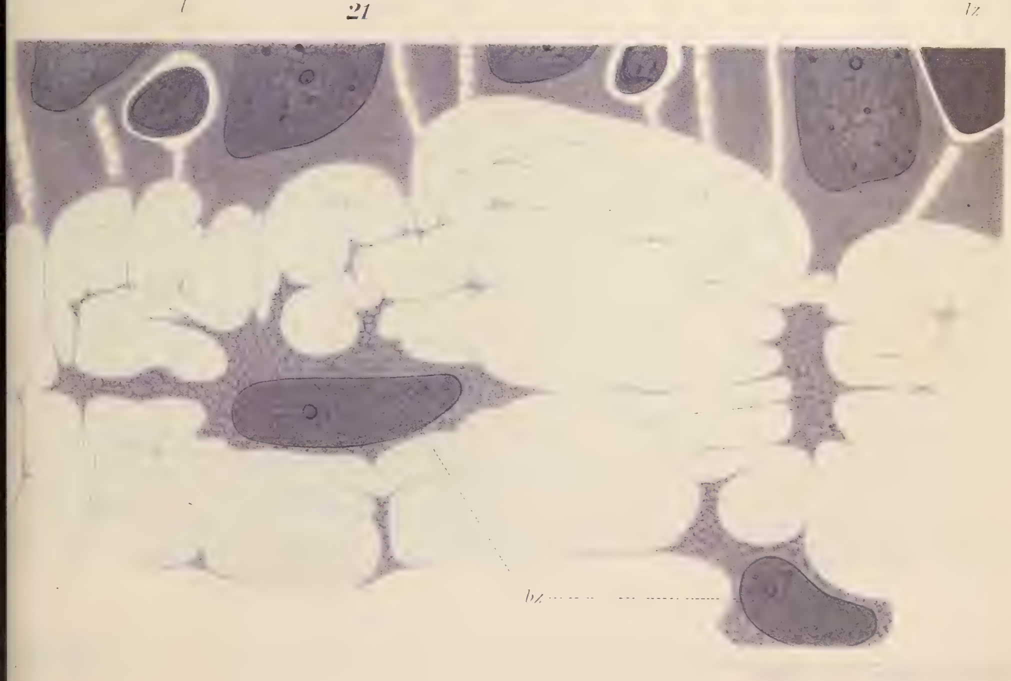
16


ep
c
ce
dK
pc
bz

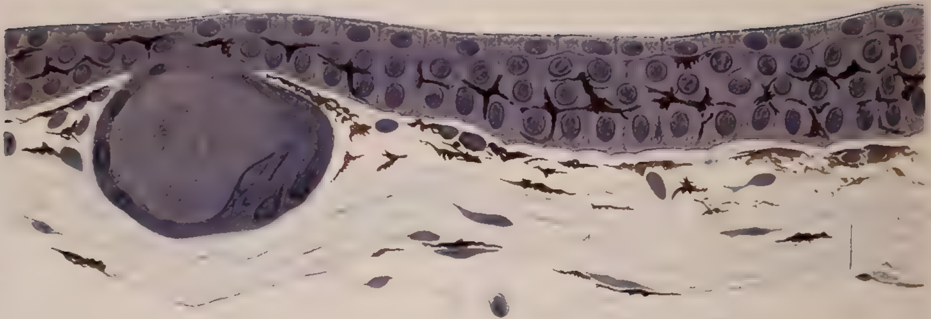
18


dr
p
ep
c
p
cm
a
ci
a

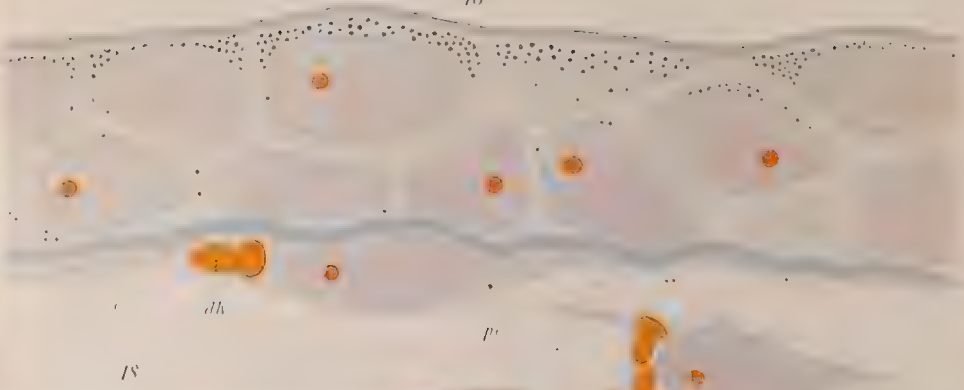
21



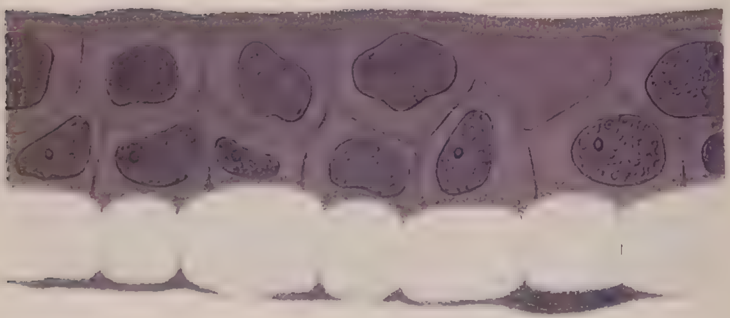
17



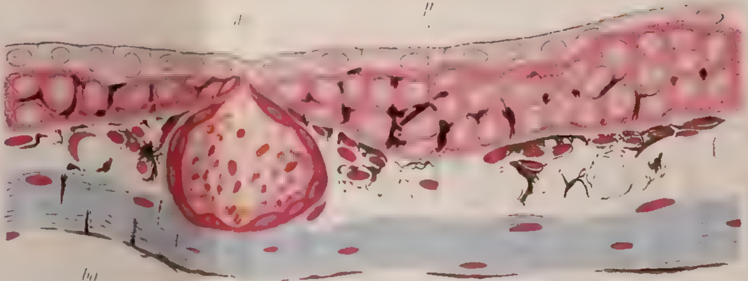
16



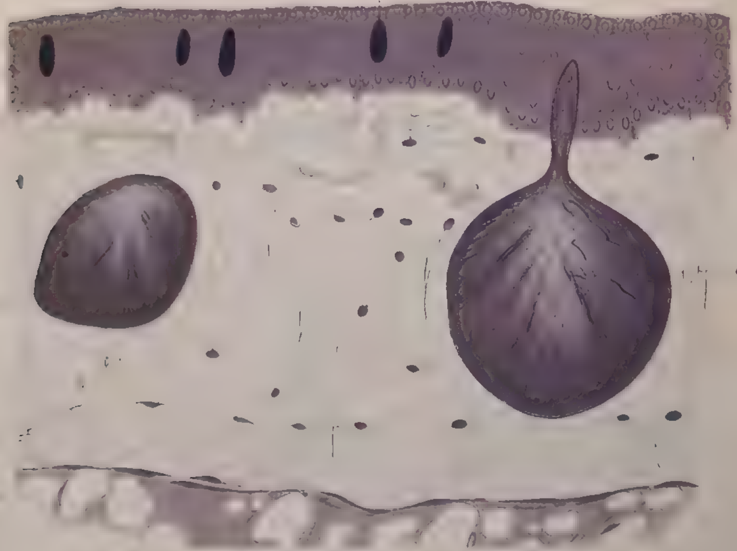
19



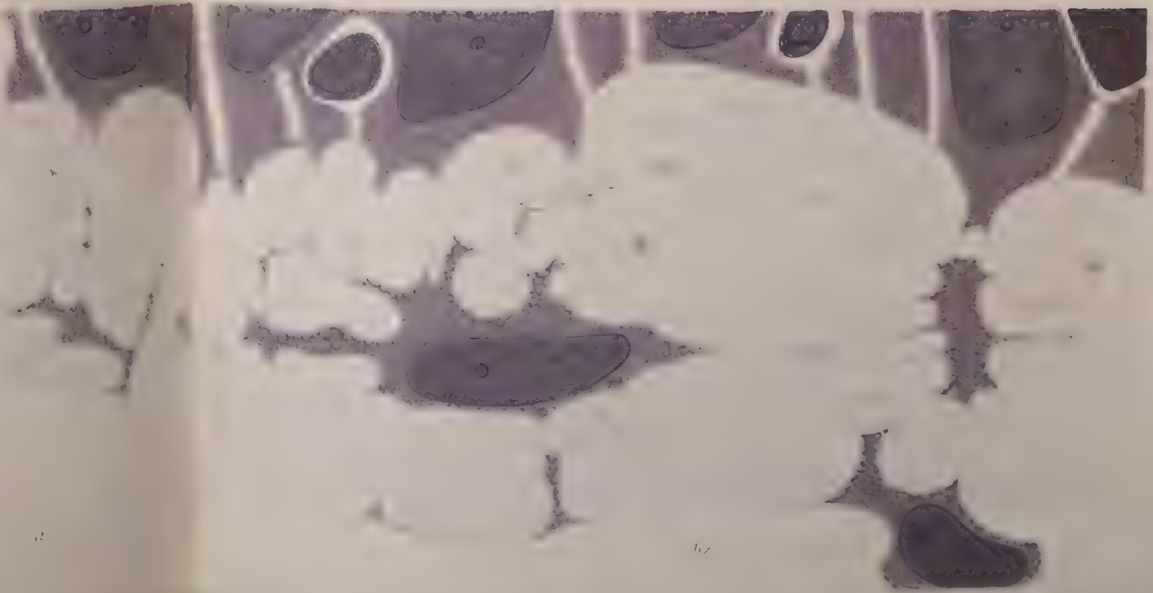
18



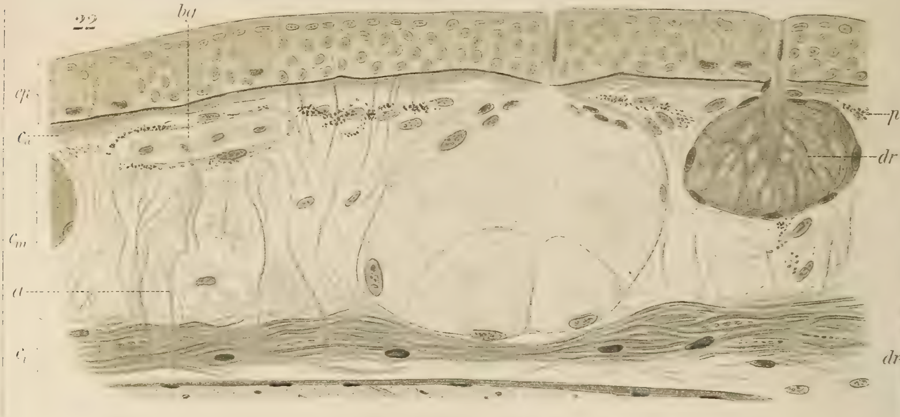
20



21

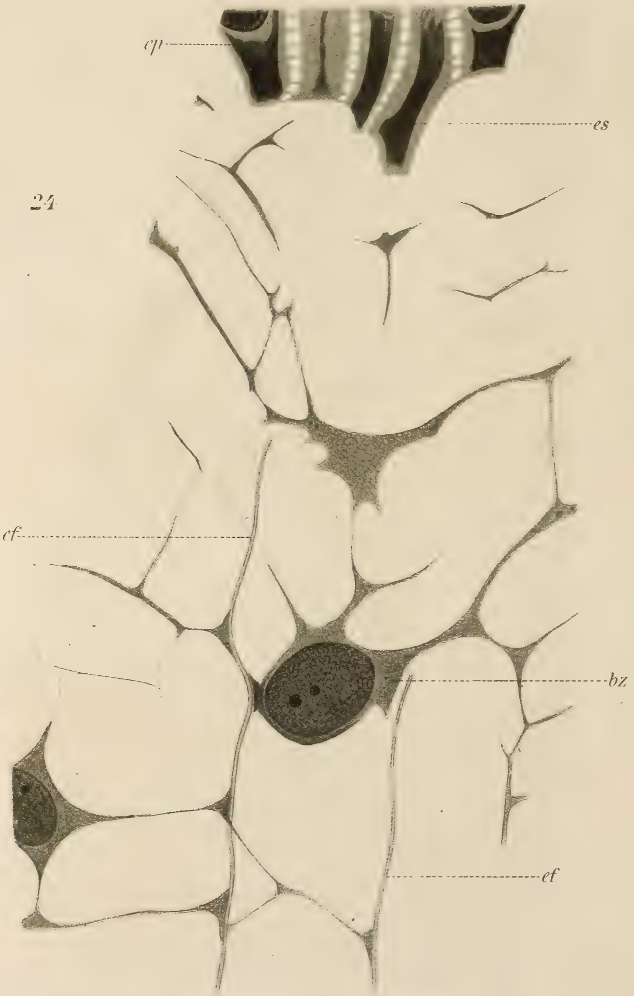


22


bg
ep
c_a
c_m
a
c_i
p
dr

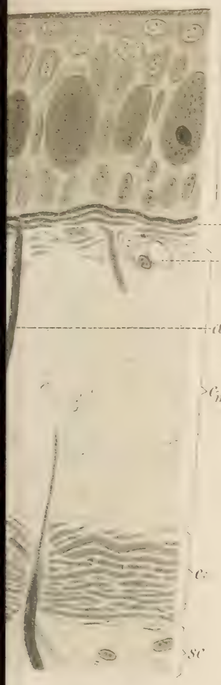
23

24

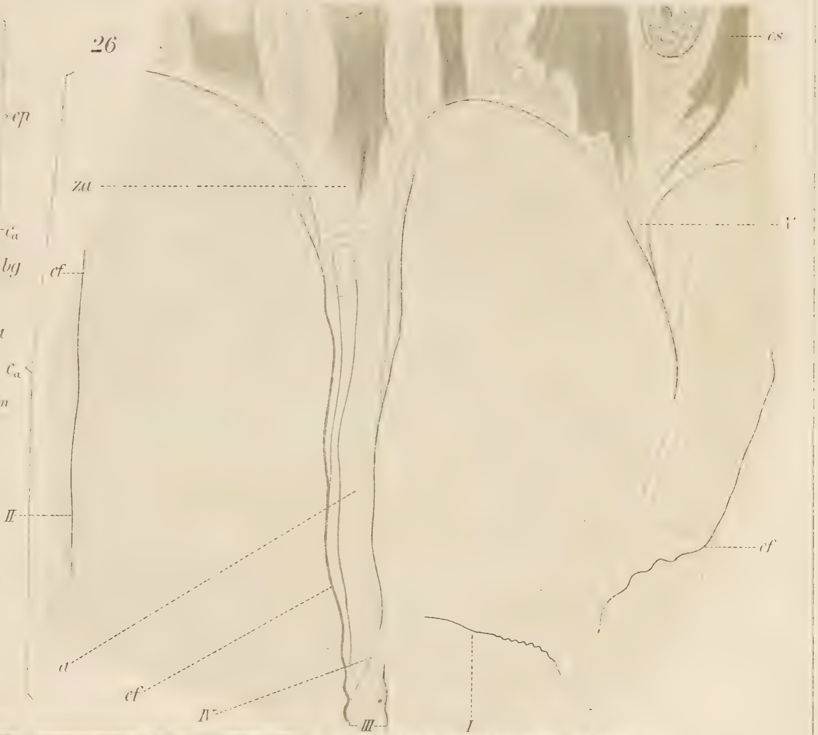

ep
es
cf
bz
ef

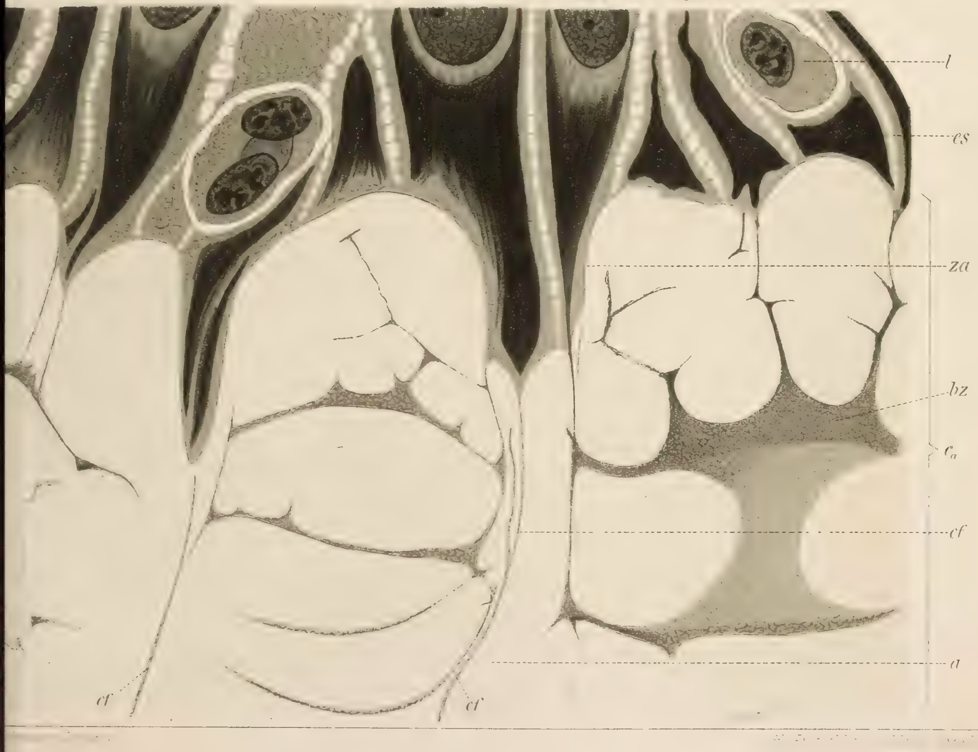
25

Verlag von Wilh

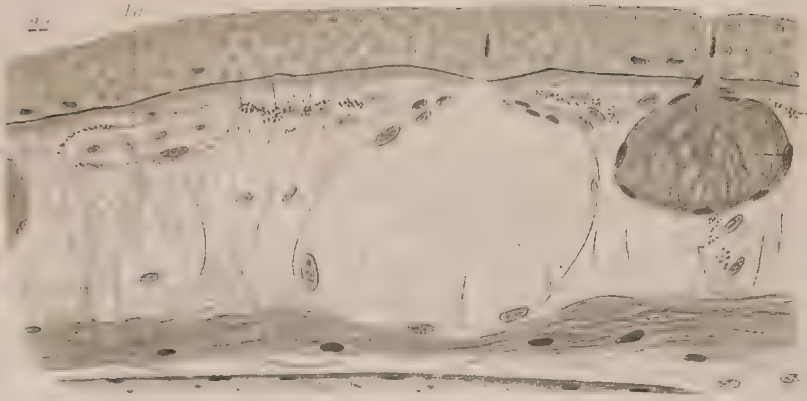

ep
c_a
bg
a
c_a
c_m
c_i
sc

26

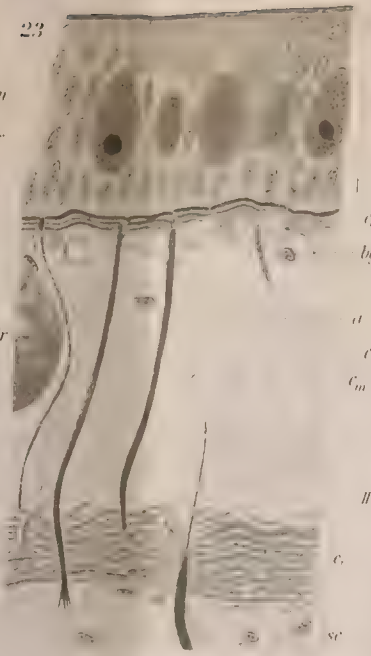

za
cf
II
a
cf
IV
III
I
cs
V
cf


l
cs
za
bz
C_a
cf
a
cf
cf

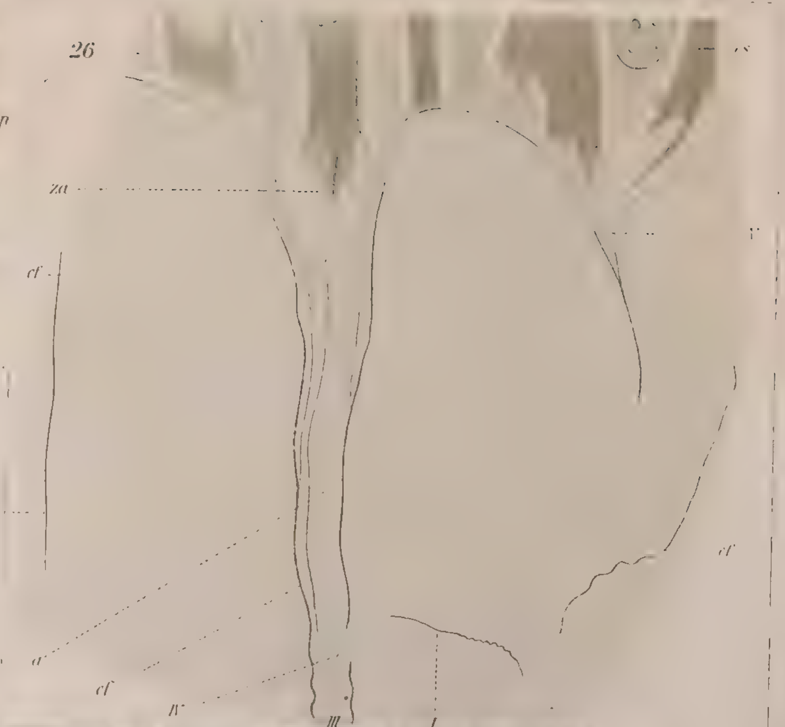
22


bz
p
dr
a
dr

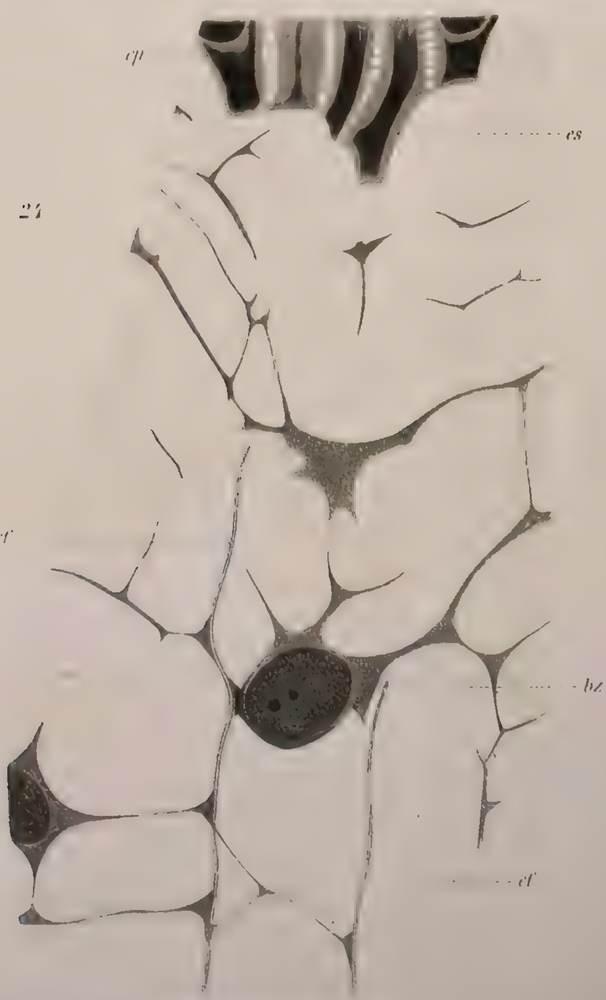
23


ep
c_a
bg
a
c_a'
c_m
c_1
se

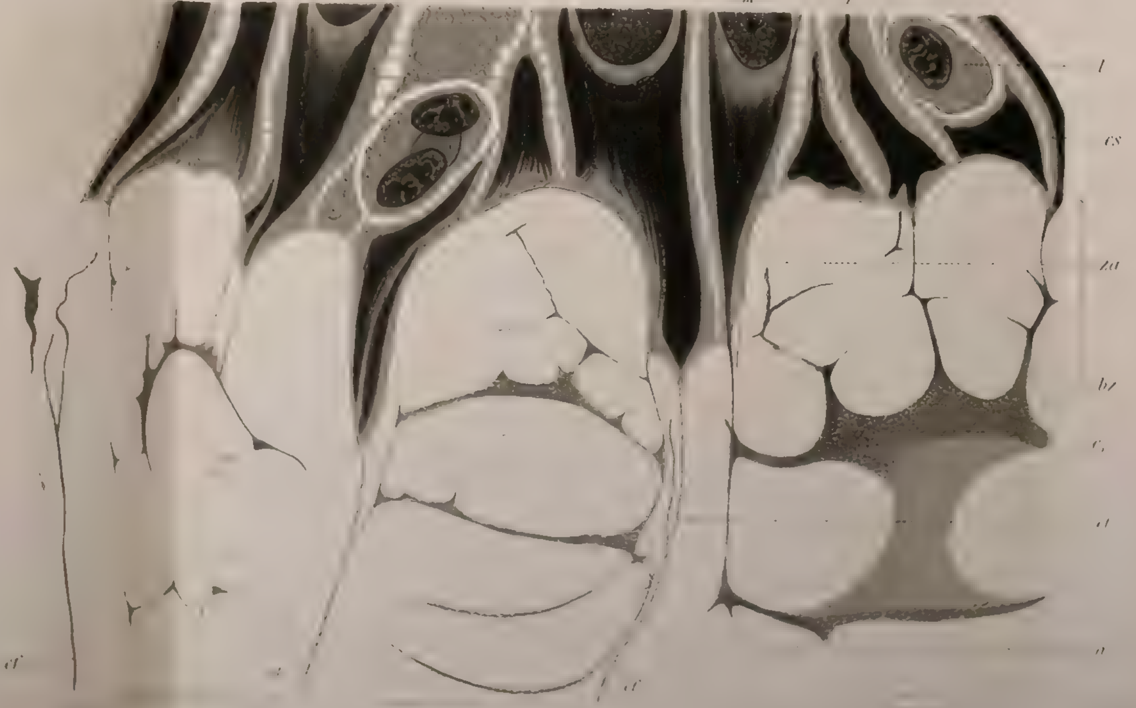
26


cs
za
cf
II
cf
a
cf
IV
III
I

24

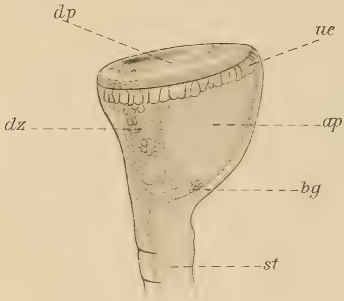

ep
es
cf
bz
cf

25

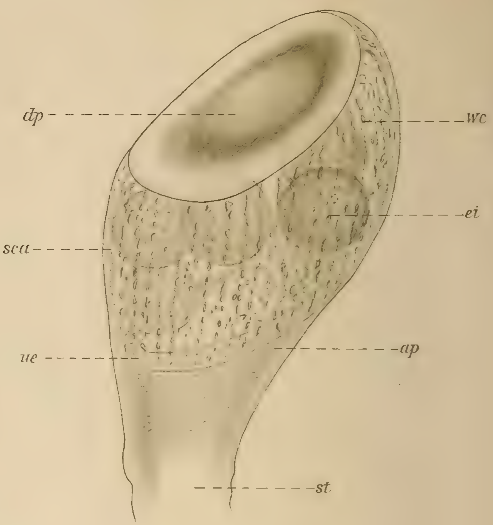

cf
l
cs
za
bz
c_1
a
a
cf

[illegible]

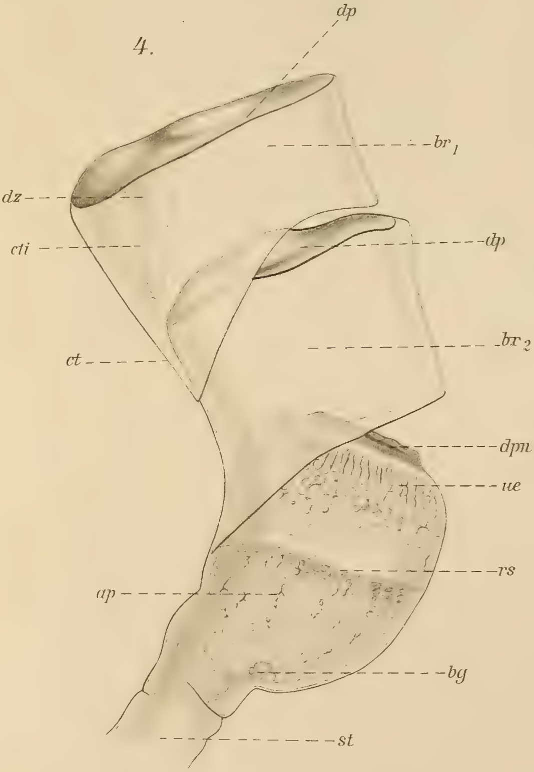
1.


dp
ue
dz
ap
bg
st

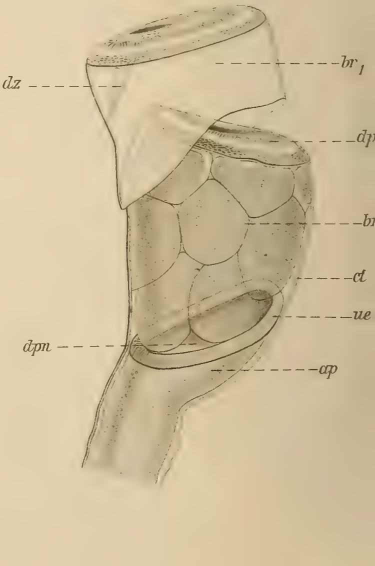
3.


dp
wc
ei
sca
α
ue
ap
st

4.

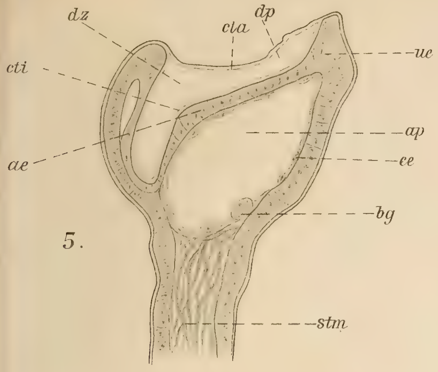

dp
br_1
dz
cti
dp
ct
br_2
dpn
ue
rs
ap
bg
st

2.


br_1
dz
dp
br
ct
ue
dpn
ap

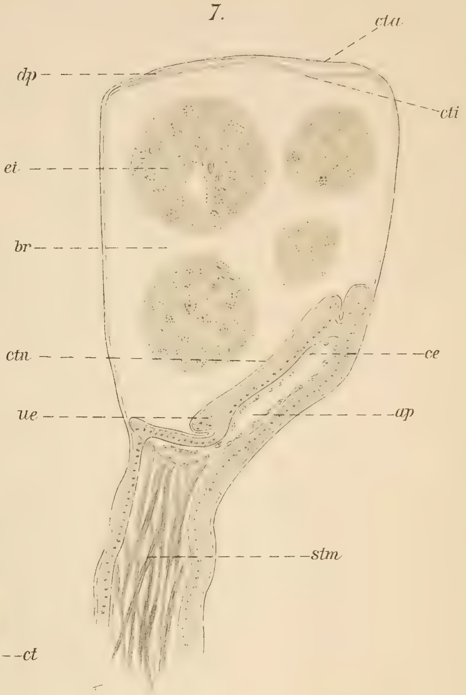
E. Eisler gez.

Verlag v. Wilh

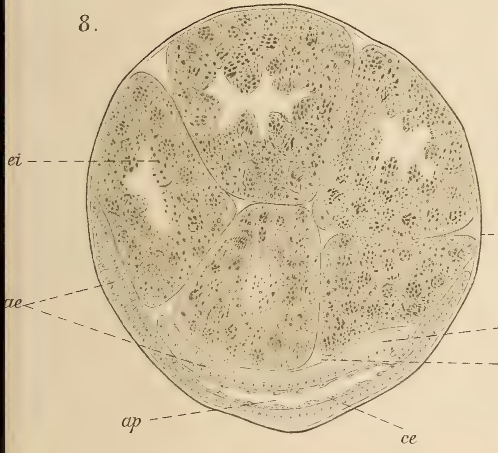

dz
dp
cta
ue
cti
ap
ae
ce
bg
stm

5.

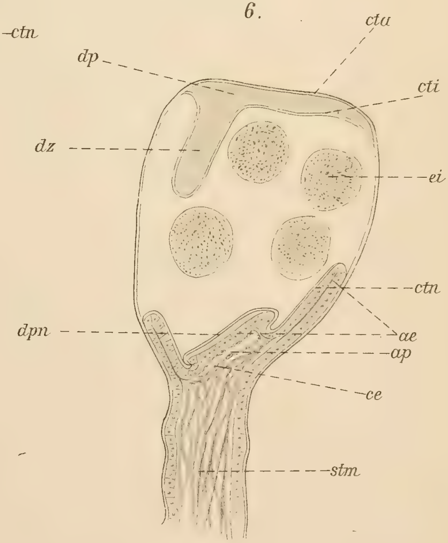
7.

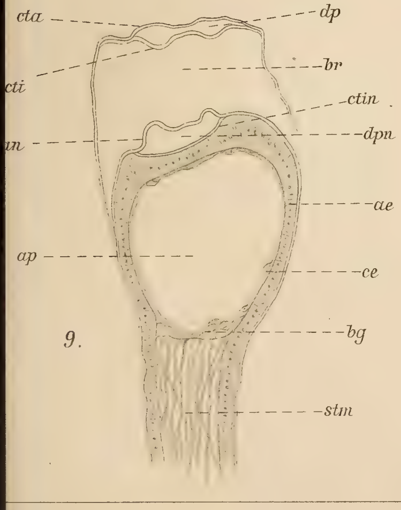

cta
dp
cti
ei
br
ctn
ce
ue
ap
stm

8.


ei
ct
ae
ue
ctn
ap
ce

6.

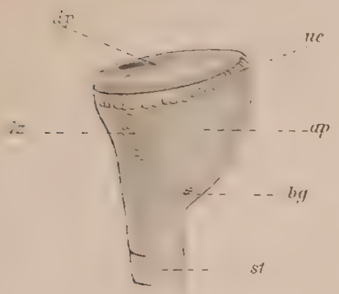

cta
dp
cti
dz
ei
ctn
dpn
ae
ap
ce
stm


cta
dp
cti
br
ctin
un
dpn
ae
ap
ce
bg
stm

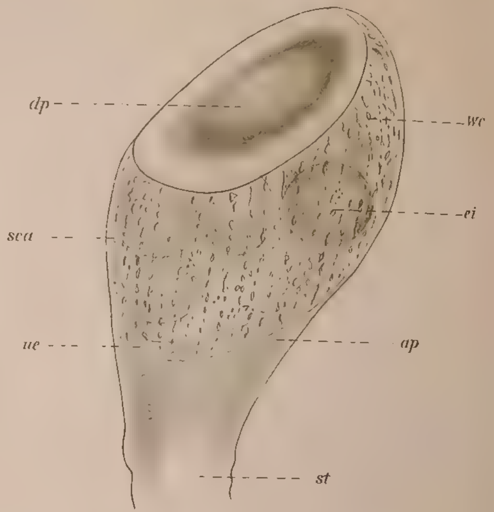
9.

Lith.Anst.v.E.A.Funke, Leipzig.

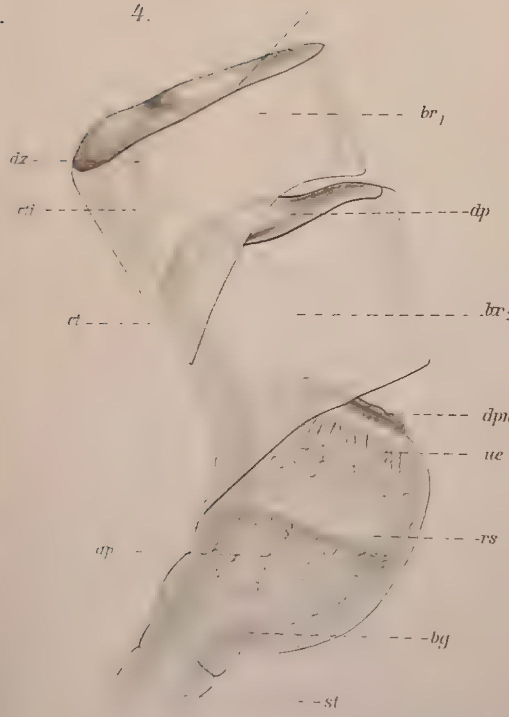
1.


dp
ue
dz
ap
bg
st

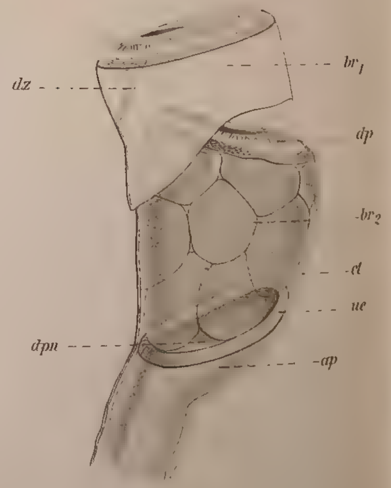
3.


dp
we
ei
sca
ue
ap
st

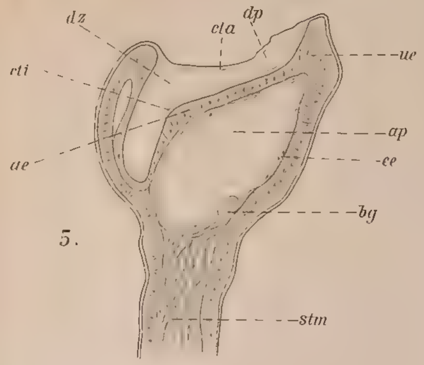
4.


dp
br1
dz
cti
dp
ct
br2
dpn
ue
rs
ap
bg
st

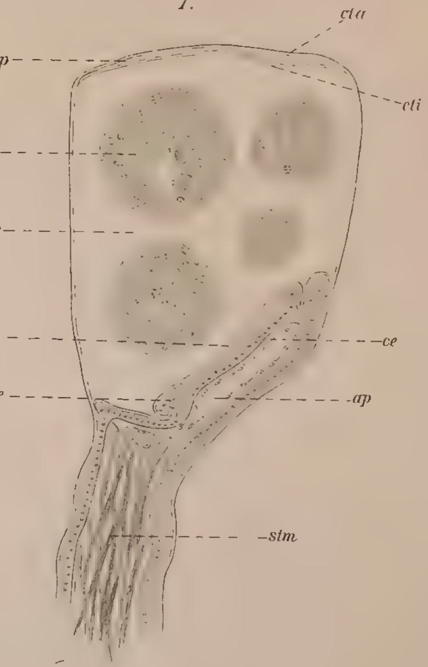
2.


br1
dz
dp
br2
ct
ue
dpn
ap

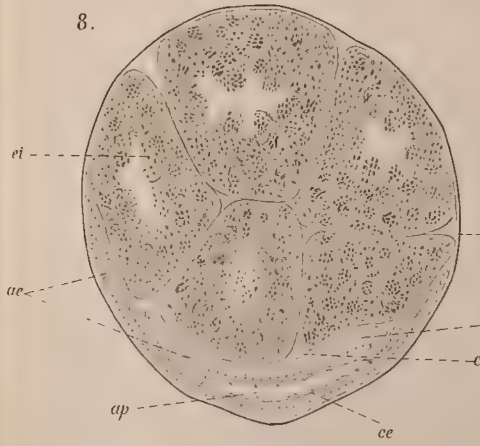
5.


dz
dp
cta
cti
ue
ap
ae
ce
bg
stm

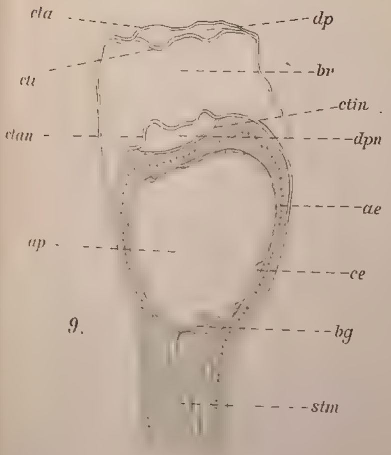
7.


cta
dp
cti
ci
br
ctn
ce
ue
ap
stm

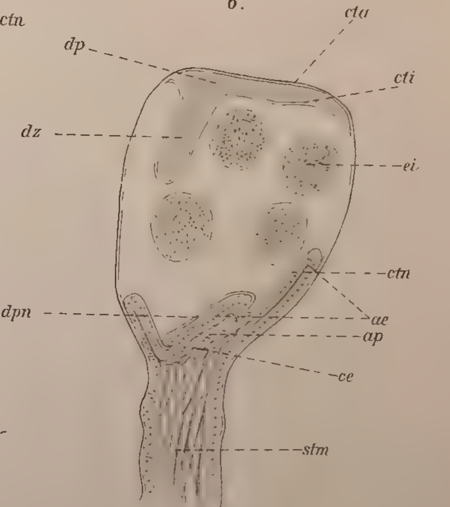
8.


ei
ct
ae
ue
ctn
ap
ce

9.


cta
dp
cti
br
ctin
ctan
dpn
ae
ap
ce
bg
stm

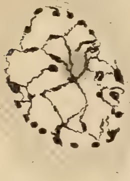
6.


cta
dp
cti
dz
ei
ctn
dpn
ae
ap
ce
stm

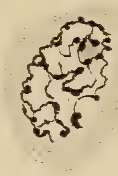
Wilhelm Engelmann

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

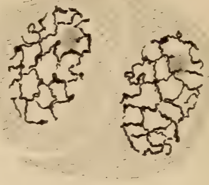
1.



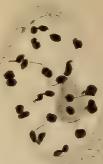
2.



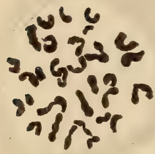
3.



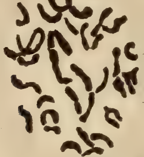
4.



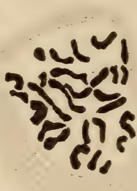
10.



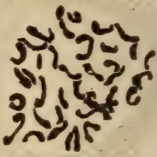
11.



12.

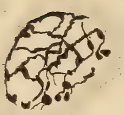


13.

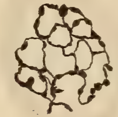


14.

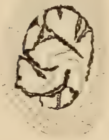
21.



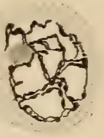
22.

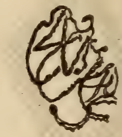


23.



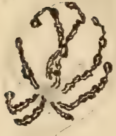
24.



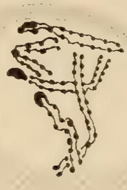


25.

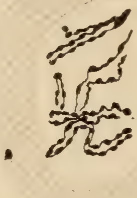
28.



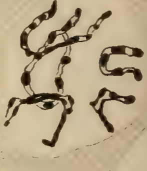
29.



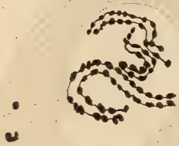
30.



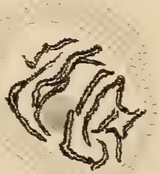
31.



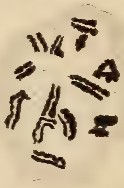
36.



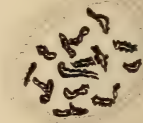
37.



38.

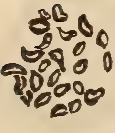


39

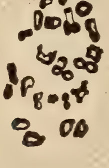


40.

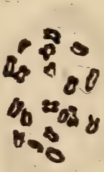
46.



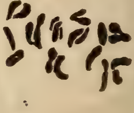
47.

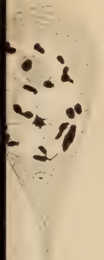


48.

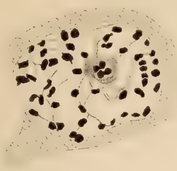


49.

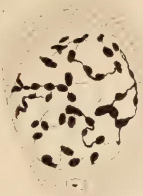




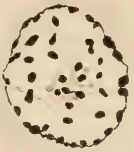
6.



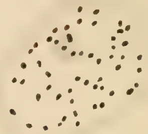
7.

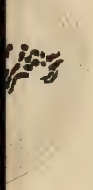


8.

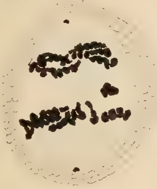


9.

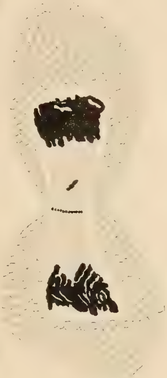




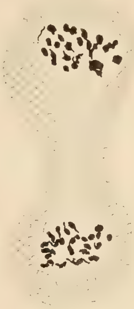
15.



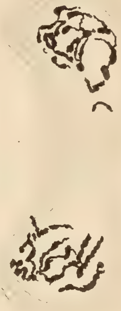
16.



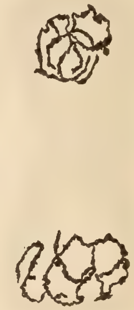
17.

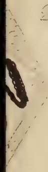


18.

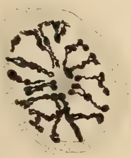


19.

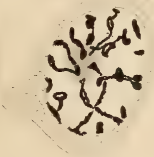




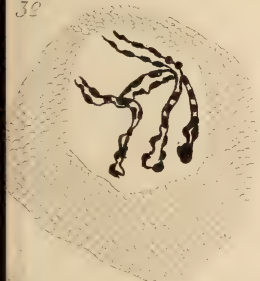
26.



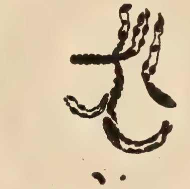
27.



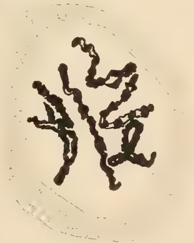
32.



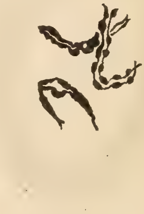
33.

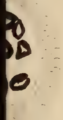


34.

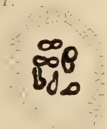


35.

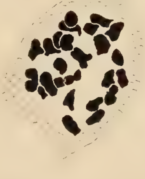




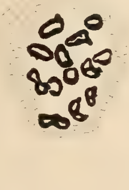
41.



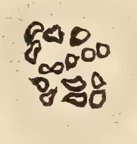
42.



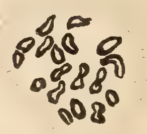
43.

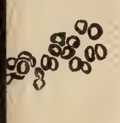


44.

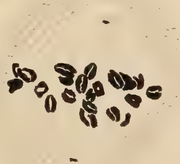


45.

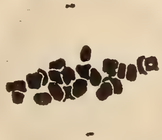




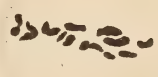
51.



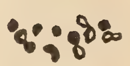
52.



53.

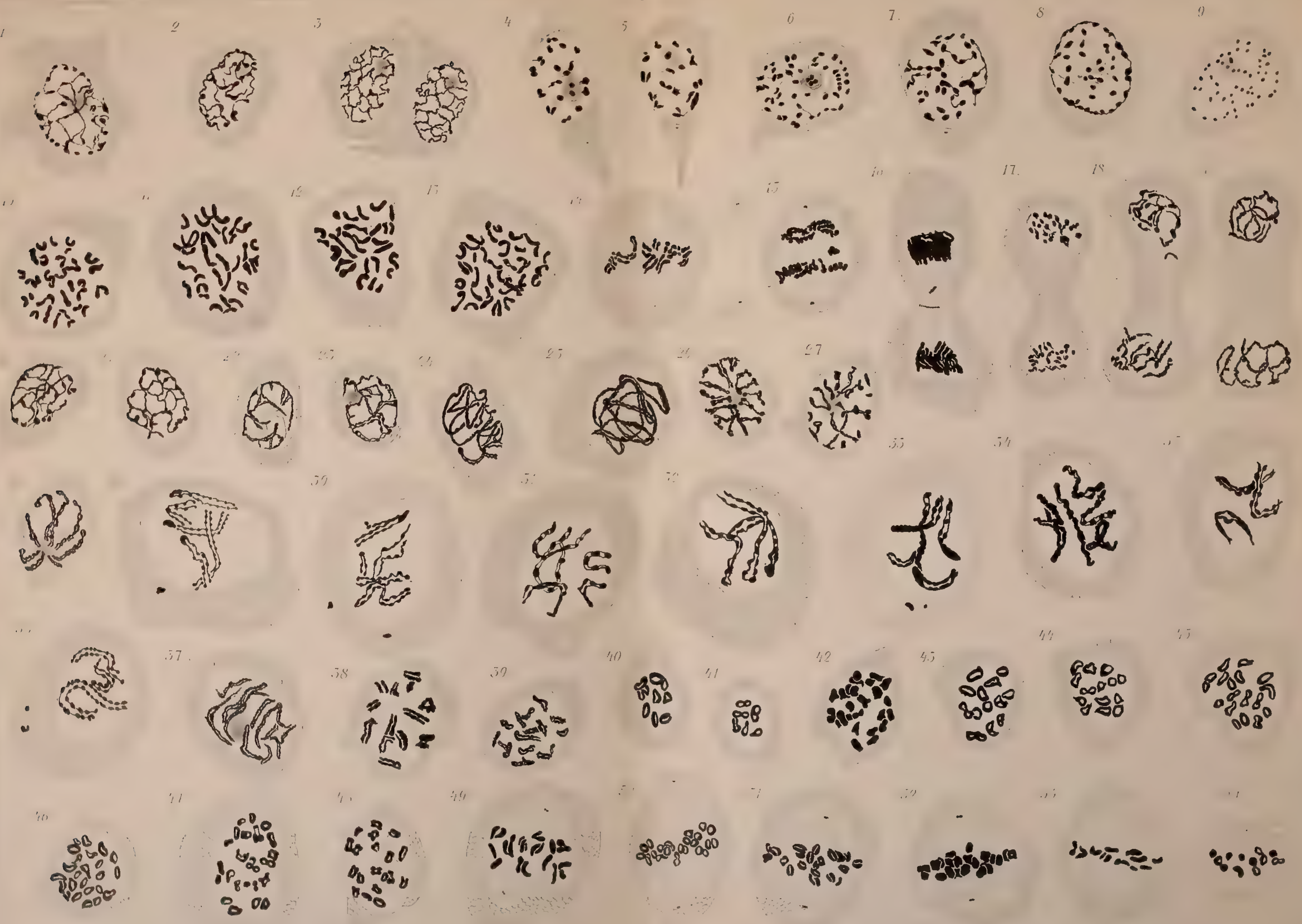


54.

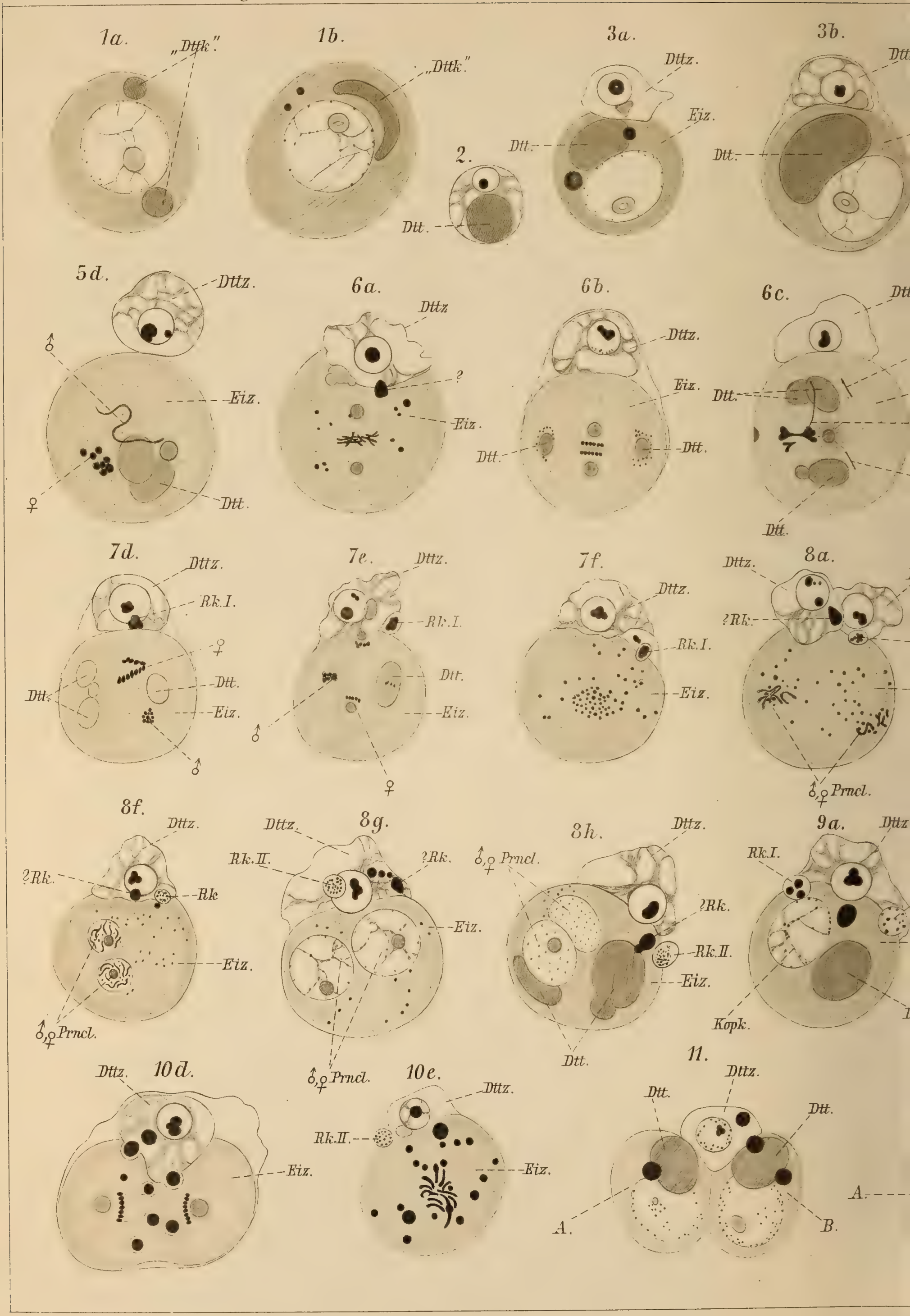


ngelmann n. [illegible]

[illegible]


1
2
3
4
5
6
7.
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17.
18
27
33
34
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49

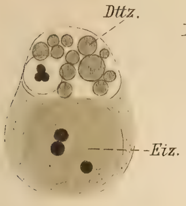
Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LXXXVII.


1a.
„Dttk."
1b.
„Dttk."
2.
Dtt.
3a.
Dttz.
Eiz.
Dtt.
3b.
Dtt.
5d.
Dttz.
♂
Eiz.
♀
Dtt.
6a.
Dttz
?
Eiz.
6b.
Dttz.
Eiz.
Dtt.
Dtt.
6c.
Dtt.
Dtt.
7d.
Dttz.
Rk.I.
♀
Dtt.
Dtt.
Eiz.
♂
7e.
Dttz.
Rk.I.
Dtt.
Eiz.
♂
♀
7f.
Dttz.
Rk.I.
Eiz.
8a.
Dttz.
?Rk.
♂,♀ Prncl.
8f.
Dttz.
?Rk.
Rk
Eiz.
♂,♀ Prncl.
8g.
Dttz.
Rk.II.
?Rk.
Eiz.
♂,♀ Prncl.
8h.
Dttz.
♂,♀ Prncl.
?Rk.
Rk.II.
Eiz.
Dtt.
9a.
Dttz
Rk.I.
Kopk.
10d.
Dttz.
Eiz.
10e.
Dttz.
Rk.II.
Eiz.
11.
Dttz.
Dtt.
Dtt.
A.
B.
A.

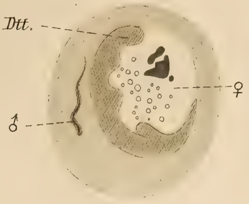
C.v.Janicki gez.

Verlag v.Wilhelm

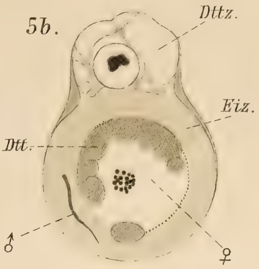
4a.



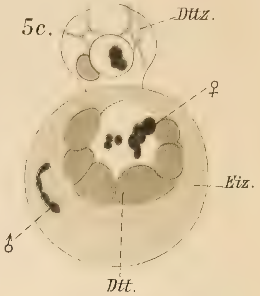
5a.



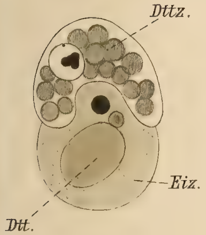
5b.


Dttz.
Eiz.
Dtt.
♂
♀

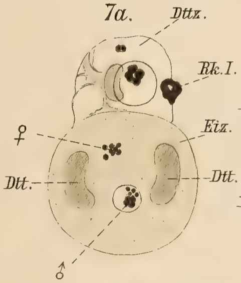
5c.


Dttz.
♀
Eiz.
♂
Dtt.

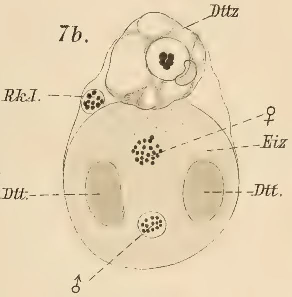
4b.


Dttz.
Eiz.
Dtt.

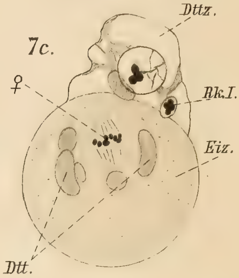
7a.


Dttz.
Rk.I.
♀
Eiz.
Dtt.
Dtt.
♂

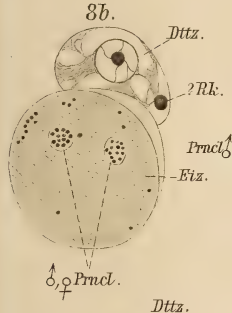
7b.


Dttz
Rk.I.
♀
Eiz
Dtt.
Dtt.
♂

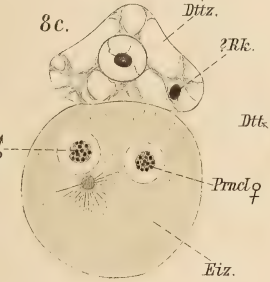
7c.


Dttz.
♀
Rk.I.
Eiz.
Dtt.

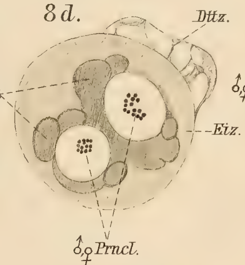
8b.


Dttz.
?Rk.
Eiz.
♂,♀ Prncl.

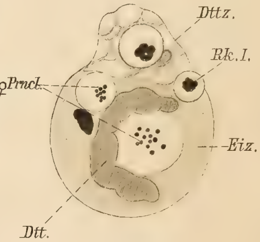
8c.


Dttz.
?Rk.
Prncl ♂
Prncl ♀
Eiz.

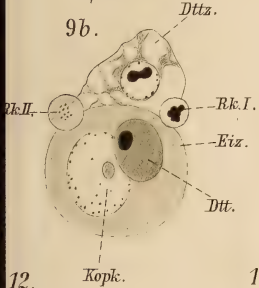
8d.


Dttz.
Dtt.
Eiz.
♂♀ Prncl.

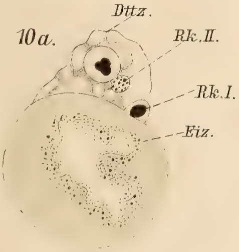
8e.


Dttz.
Rk.I.
♂♀ Prncl.
Eiz.
Dtt.

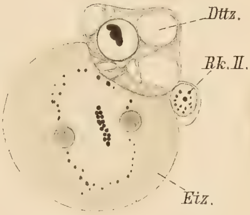
9b.


Dttz.
kII.
Rk.I.
Eiz.
Dtt.
Kopk.

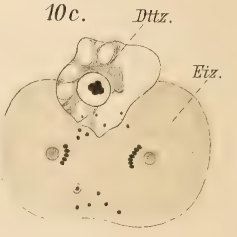
10a.


Dttz.
Rk.II.
Rk.I.
Eiz.

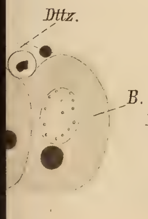
10b.


Dttz.
Rk.II.
Eiz.

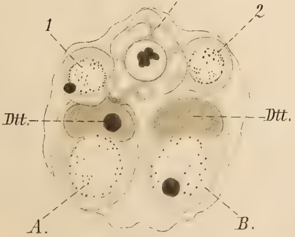
10c.



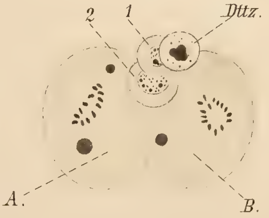
12.



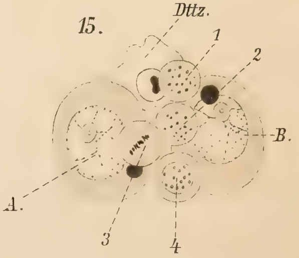
13.


1
2
Dtt.
Dtt.
A.
B.

14.

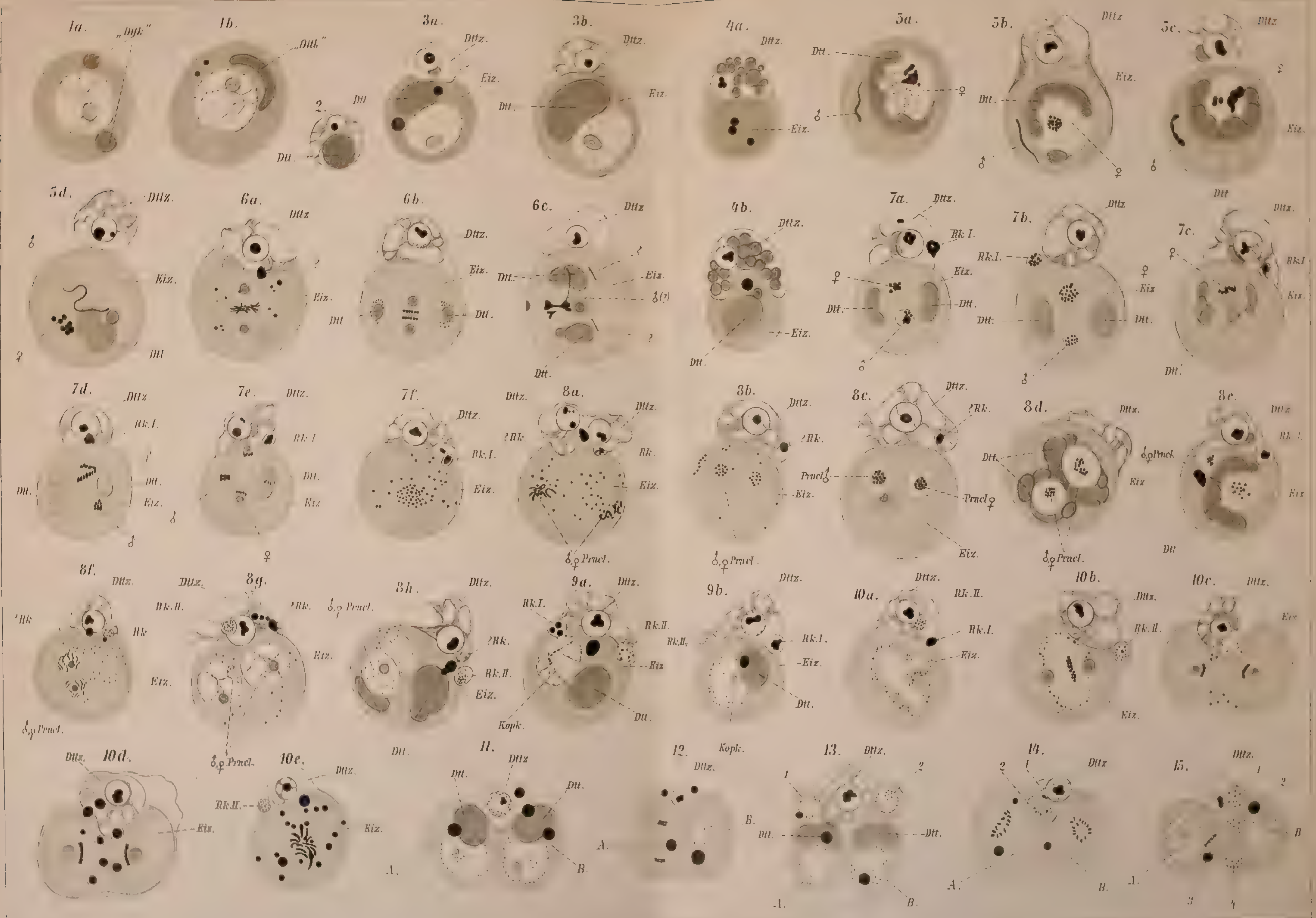


15.


Dttz.
1
2
B.
A.
3
4

mann in Leipzig.

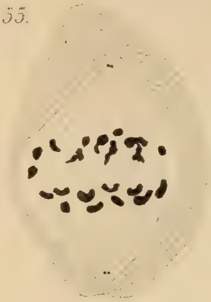
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.


1a.
„Dgk"
1b.
„Dtk"
2.
Dtt
Dtt.
3a.
Dttz.
Eiz.
3b.
Dttz.
Eiz.
Dtt.
4a.
Dttz.
Eiz.
Dtt.
5a.
♀
♂
5b.
Dttz
Eiz.
Dtt.
♂
♀
5c.
Dttz
Eiz.
♂
5d.
Dttz.
Eiz.
Dtt
♂
♀
6a.
Dttz
Eiz.
Dtt
6b.
Dttz.
Eiz.
Dtt.
6c.
Dttz
Eiz.
Dtt.
♂(?)
?
4b.
Dttz.
Eiz.
Dtt.
7a.
Dttz.
Rk.I.
Eiz.
♀
Dtt.
♂
7b.
Dttz
Rk.I.
Eiz
♀
Dtt.
♂
7c.
Dtt
Dttz.
Rk.I.
Eiz.
♀
7d.
Dttz.
Rk.I.
Dtt.
Eiz.
♂
7e.
Dttz.
Rk.I.
Dtt.
Eiz.
♀
♂
7f.
Dttz.
Rk.I.
Eiz.
8a.
Dttz.
?Rk.
Rk.
Eiz.
♂♀ Prncl.
8b.
Dttz.
?Rk.
Prncl♂
Eiz.
♂♀ Prncl.
8c.
Dttz.
?Rk.
Prncl ♀
Eiz.
8d.
Dttz.
Dtt.
♂♀ Prncl
Eiz
♂♀ Prncl.
8e.
Dttz
Rk.I.
Eiz
Dtt
8f.
Dttz.
?Rk
Rk
Eiz.
♂♀ Prncl.
8g.
Dttz.
Rk.II.
?Rk.
♂♀ Prncl.
Eiz.
8h.
Dttz.
?Rk.
Rk.II.
Eiz.
9a.
Rk.I.
Dttz.
Rk.II.
Eiz
Kopk.
Dtt.
9b.
Dttz.
Rk.I.
Eiz.
Dtt.
10a.
Dttz.
Rk.II.
Rk.I.
Eiz.
10b.
Dttz.
Rk.II.
Eiz.
10c.
Dttz.
Eiz
10d.
Dttz.
Eiz.
10e.
Dttz.
Rk.II.
Eiz.
A.
11.
Dtt.
Dttz
Dtt.
A.
B.
12.
Kopk.
Dttz.
13.
Dttz.
1
2
B.
Dtt.
A.
B.
14.
2
1
Dttz
A.
B.
15.
Dttz.
1
2
B
A.
3
4

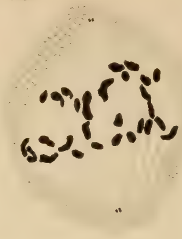
C. v. Janicki gez.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

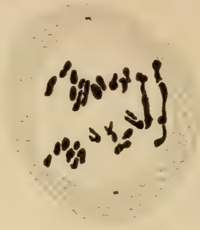
55.



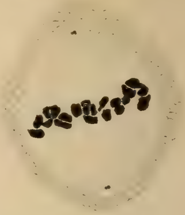
56.



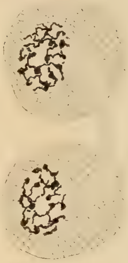
57.



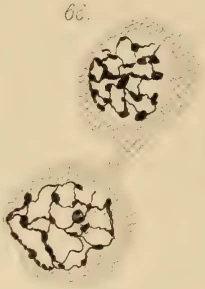
58.



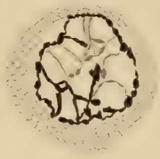
65.



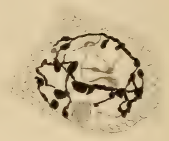
66.



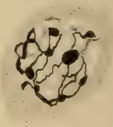
67



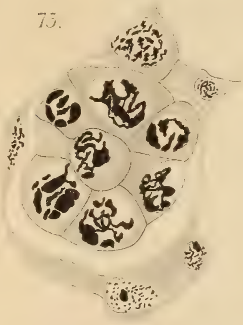
68.



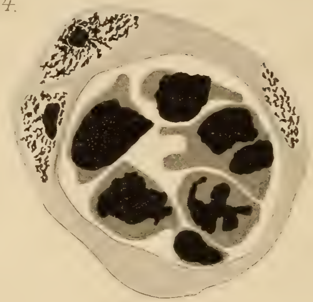
69.



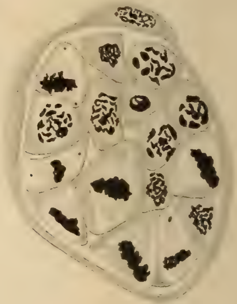
73.



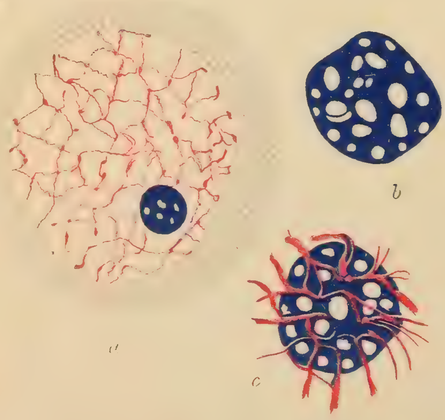
74.



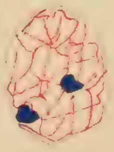
75



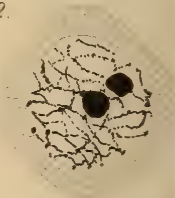
79.



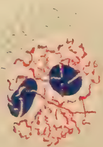
80.



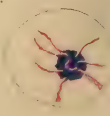
82.



81.



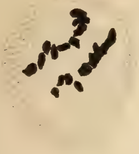
83.



[illegible] v. gez.

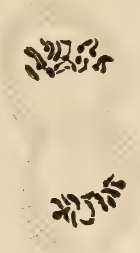
Verlag von Wil

60.

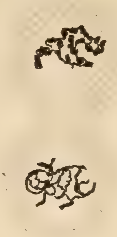


61.

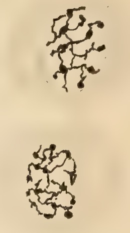
62.

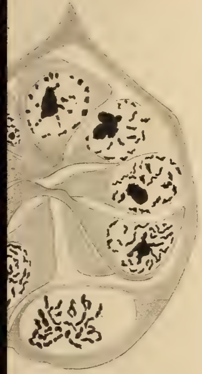


63.

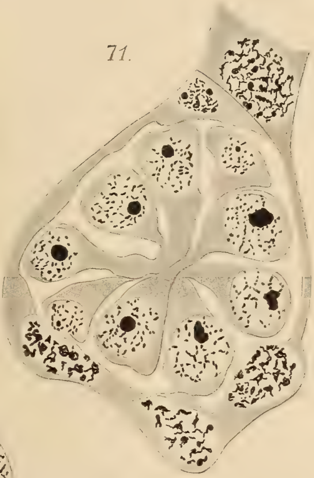


64.

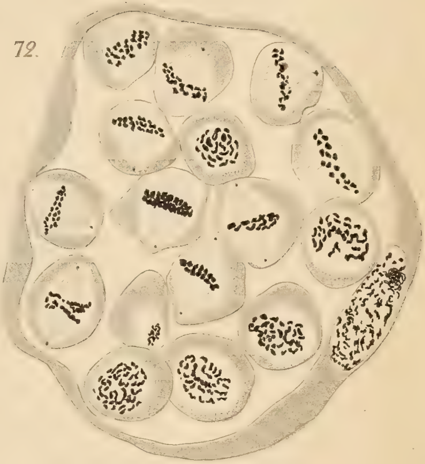




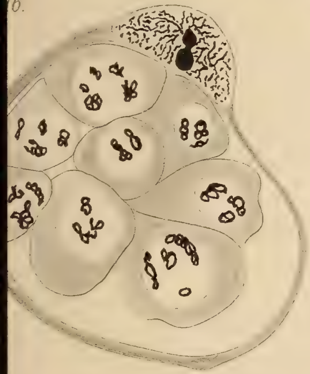
71.



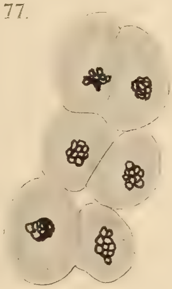
72.



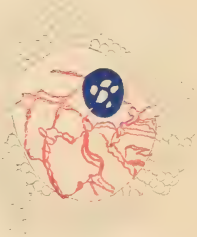
6.



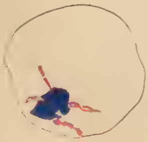
77.



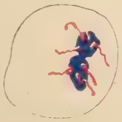
78.



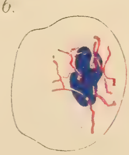
84.



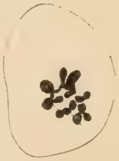
85.



86.

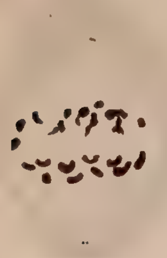


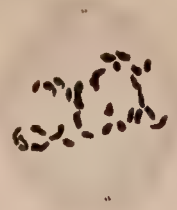
87.

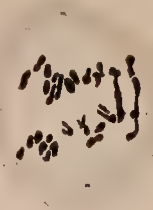


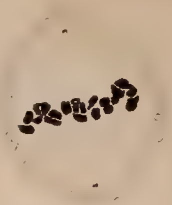
gelmann in Leipzig.

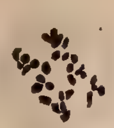
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

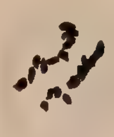
55.


56.


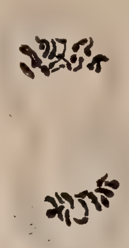
57.


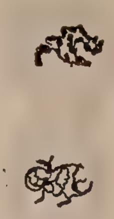
58.


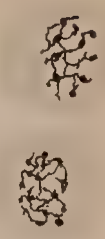
59.


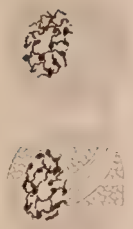
60.


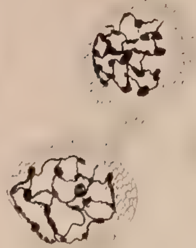
61.

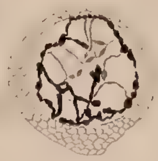
62.


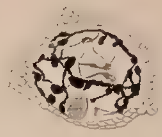
63.


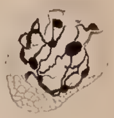
64.


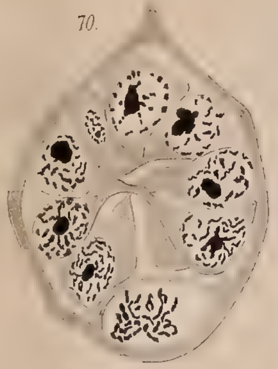
65.


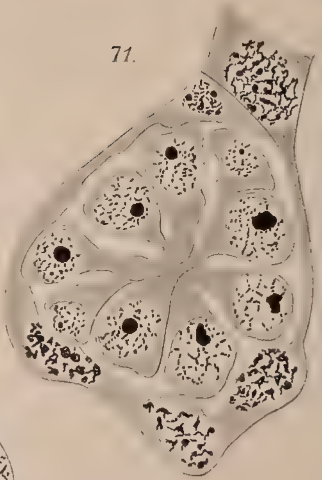
66.


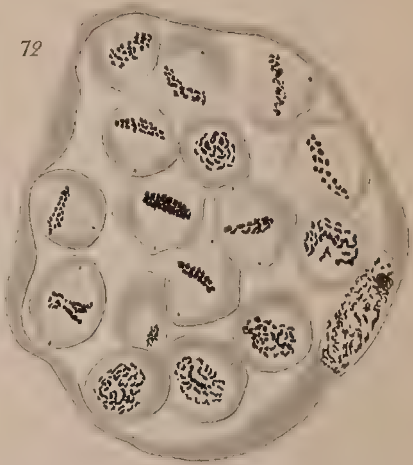
67.


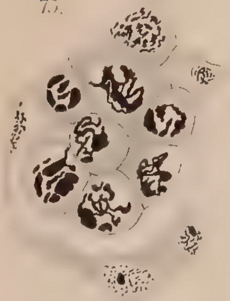
68.


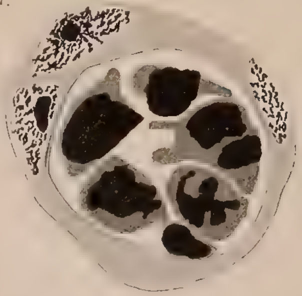
69.


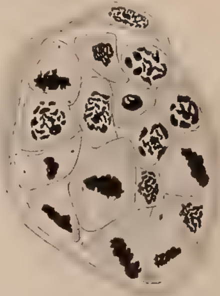
70.


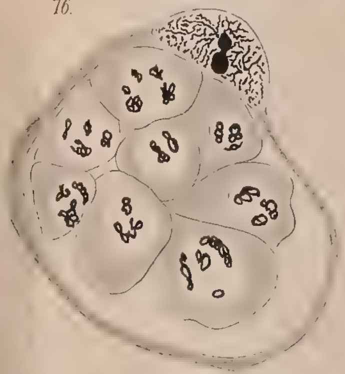
71.


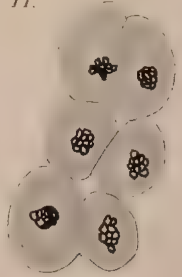
72.


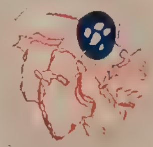
73.


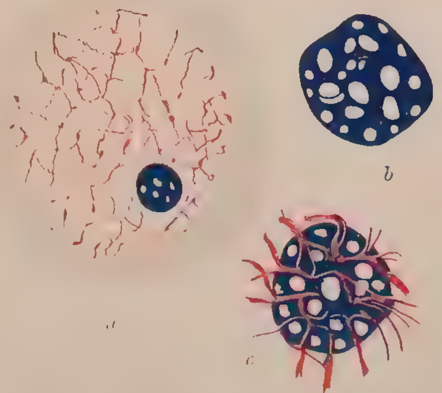
74.


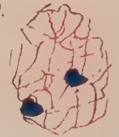
75.


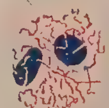
76.


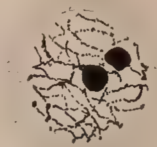
77.


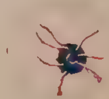
78.


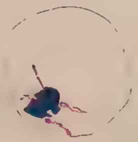
79.


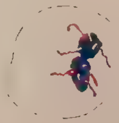
80.


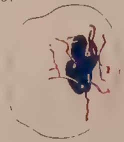
81.


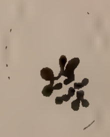
82.


83.


84.


85.


86.


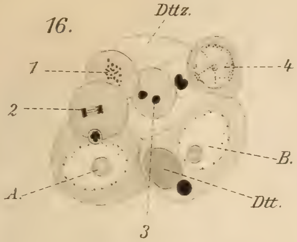
87.


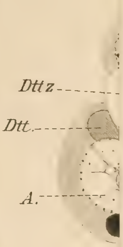
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

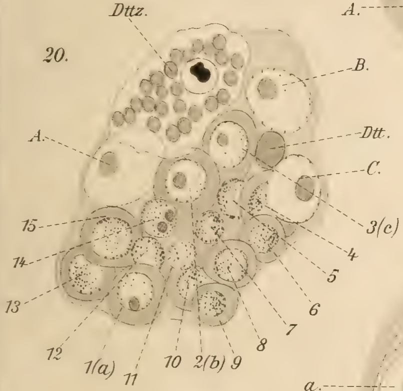
Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LXXXVII.

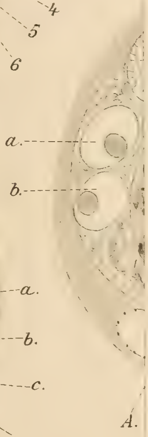
16.


Dttz.
1
4
2
B.
A.
Dtt.
3

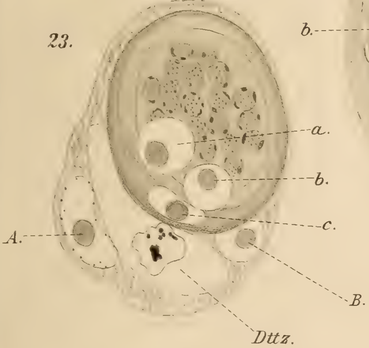


20.

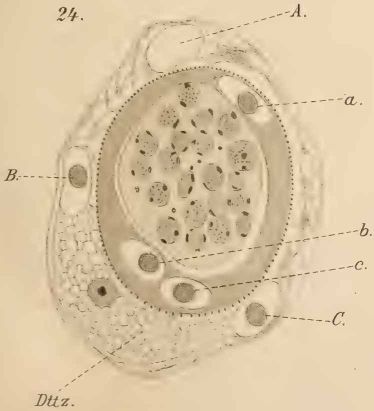

Dttz.
B.
A.
Dtt.
C.
3(c)
15
4
14
5
13
6
7
12
8
1(a)
11
10
2(b)
9



23.

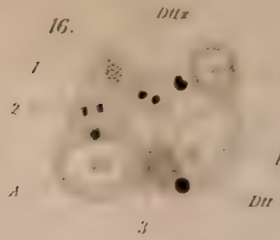


24.

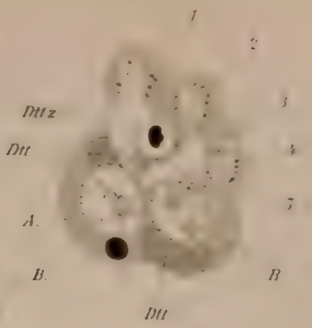

A.
a.
B.
b.
c.
C.
Dttz.

C. v. Janicki gez.

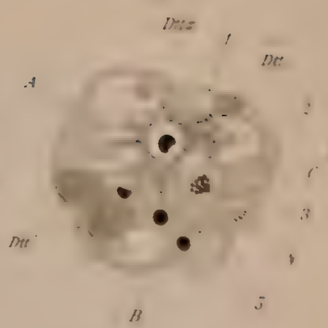
16.


Dttz
1
4
2
B
A
Dtt
3

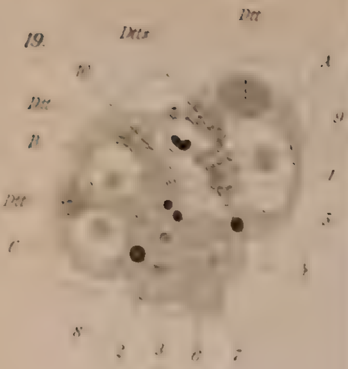
17.


1
2
Dttz
Dtt
3
4
7
A.
B.
Dtt
B

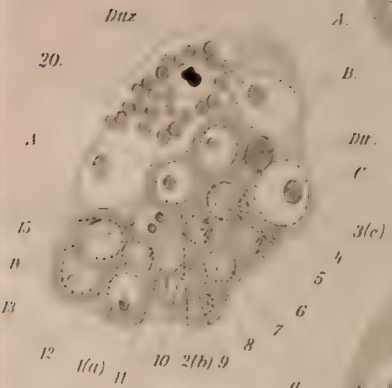
18.


Dttz
1
Dtt
A
2
C
C
3
4
Dtt
B
5

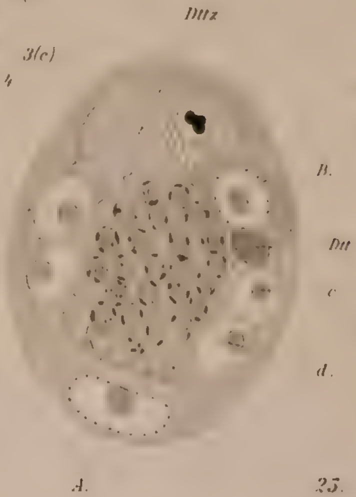
19.


Dtts
Dtt
N
A
Dtt
9
B
1
5
4
8
2
3
6
7

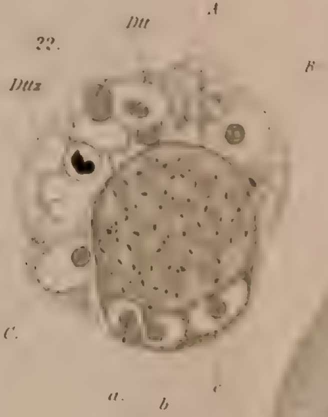
20.


Dttz
A
Dtt.
C
3(c)
4
5
6
7
8
15
14
13
12
1(a)
11
10
2(b)
9

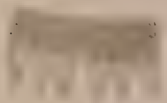
21.


Dttz
a.
b.
B.
Dtt
c
d.
A.

22.

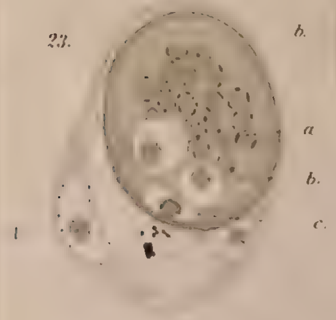

Dtt
A
B
Dttz
C.
a.
b
c

27 b.

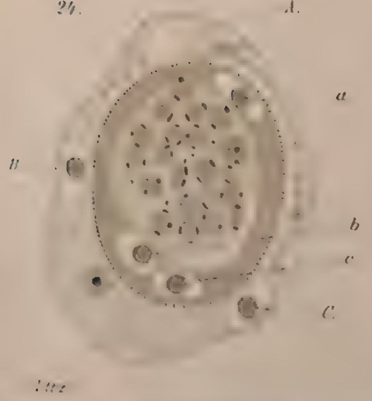


27 a.

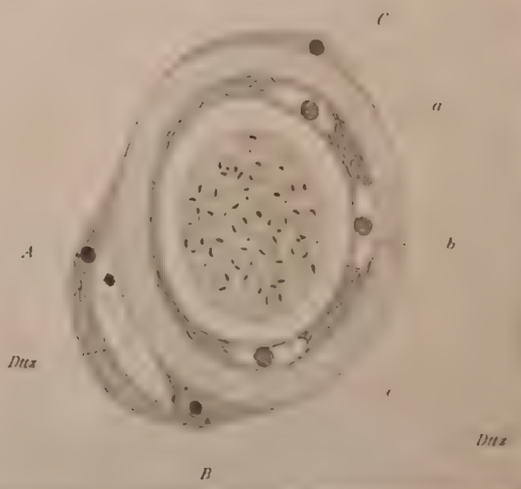
23.



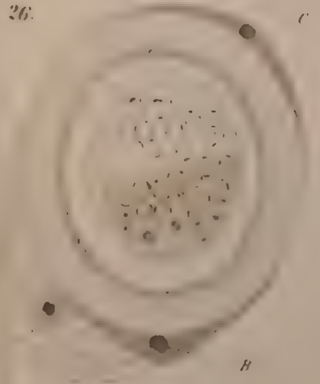
24.


A.
a
B
b
c
C.
Dttz

25.


C
a
A
b
Dttz
c
Dttz
B

26.



Wilhelm Engelmann

35
913 ㊿

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01316 6335